COMMONWEALTH INST. ENTOMOLOGY LIBRARY
- 2 JUL 1957
SERIAL SEPARATE EU. 447

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

## ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ XXVI ВЫП. 3
VOLUME XXVI FASC. 3

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1947

# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

## ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ FONDÉ PAR A. N. SEWERTZOFF

РЕДАКЦИЯ

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (редактор), Б. С. МАТВЕЕВ (зам. редактора), Л. Б. ЛЕВИНСОН (секретарь), В. В. АЛПАТОВ, акад. Л. С. БЕРГ, чл.-корр. В. А. ДОГЕЛЬ, Г. В. НИКОЛЬСКИЙ, С. И. ОГНЕВ, А. Н. ФОРМОЗОВ

RÉDACTION

E. N. PAVLOVSKY (Rédacteur), B. S. MATVEIEV, L. B. LEVINSON, V. V ALPATOV, L. S. BERG, V. A. DOGIEL, G. V. NIKOLSKY, S. I. OGNEV, A. N. FORMOSOV

ТОМ XXVI 1947 ВЫПУСК 3

Май — июнь

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакция Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 3

# О ЗАДАЧАХ, ОБЪЕКТЕ И МЕТОДЕ МОРСКОЙ БИОГЕОГРАФИИ

Л. А. ЗЕНКЕВИЧ

Институт зоологии Московского государственного университета

Положения, изложенные в настоящей статье, иллюстрируются примерами, взятыми из закономерностей распределения морских организмов. Тем не менее основные принципиальные положения могут быть применены ко всей биогеографии, хотя нельзя отрицать того, что в закономерностях исторического развития и современного распределения сухопутных и морских растений и животных имеются весьма существенные различия, так же как существенно различны пути развития и достижения морской и сухопутной зоогеографии. Эти различия определяются систематическим составом преобладающих групп растений и животных в трех основных средах обитания, орографическим характером контуров и рельефа материковых глыб и ложа океанической водной массы и физико-химическими условиями среды.

В настоящее время нет оснований существенно изменять определение биогеографии как науки, изучающей закономерности распределения организмов в биосфере. Нет также оснований вносить существенные изменения в деление биогеографии на 1) регистрирующую (флористика и фаунистика; инвентаризация), 2) каузальную, или аналитическую (изучающую: а) историю возникновения и развития и б) современные условия существования организмов) и 3) синтетическую (биогеографическое районирование).

Требуется только одна оговорка: биогеография оперирует с закономерностями крупного масштаба, охватывающими либо всю биосферу, либо основные ее подразделения, названные Геккелем (Haeckel [26]) макрохорами. В этом отношении биогеография прежде всего вплотную примыкает к экологии, ведущей изучение закономерностей распределения организмов в основном в пределах микрохоров и системы взаимоотношений между организмом и внешней средой (аутэкология) и взаимоотношений между организмами (синэкология, биоценология). Биогеография, используя данные экологии, наибольшее внимание уделяет обобщающим закономерностям распределения организмов в биосфере и в основных ее подразделениях. Интерес к массовым проявлениям жизненных явлений в биосфере сближает биогеографию с гидробиологией. Все три науки тесно соприкасаются и частично перекрывают друг друга в областях взаимных интересов.

Для того, чтобы яснее сформулировать современные задачу, объект и метод зоогеографии, полезно взглянуть на историю развития морской зоогеографии, тем более, что в настоящее время многое из этой истории забыто, многое не принимается в расчет, многое оценивается однобоко. В результате современная зоогеография находится как бы в состоянии кризиса, дальнейший путь ее развития неясен, основной задачей ее часто склонны считать только выяснение истории фауны, а все остальное отодвигается на второй план.

В этом обзоре необходимо подчеркнуть, что по всем четырем указанным ниже направлениям уже сделаны обобщения широко географического характера, что эти направления характеризуются своими особенностями, не перекрывают друг друга и каждое дает ценнейший научный материал. Ни одно из этих направлений не является пройденным этапом и по каждому из них необходимо вести сбор материала. Этими четырьмя направлениями, известными нам из трудов Даля (Dahl [21]), Гессе (Hesse [29]) и Экмана (Ekman [24]), являются: регистрирующая биогеография, историческая биогеография, экологическая биогеография, региональная биогеография.

Без гармоничного развития всех четырех направлений биогеография не сможет занять то важное положение, которого она вполне заслуживает не только как наука теоретических обобщений, но и как дисциплина, создающая обширный научный базис для построения системы рационального использования растительного и животного сырья морей и океанов. В отличие от прежних схем, в настоящее время, пожалуй, целесообразнее региональную биогеографию не противопоставлять остальным трем ее разделам, а считать, что она входит в каждый из них. И регистрирующая, и историческая, и экологическая биогеография в равной степени сводят свои данные в региональные схемы.

Нельзя исчерпывать задачи зоогеографии и восстановлением истории фауны. Как ни важна эта сторона вопроса, как много ни дает выяснение генезиса и путей формирования современной фауны, как ни тесно связано с ними современное распространение морских организмов, однако это последнее, совершенно естественно, имеет для нас большее значение. Историческое развитие фауны для биогеографии важно в меру возможности объяснить им современное распространение фауны и ее особенности. В данном случае под исторической биогеографией следует подразумевать исторические изменения в распространении организмов, в результате которых сложилось современное распределение. Отдельные организмы и группы организмов в разной степени способны изменять (расширять, сокращать и передвигать) свои ареалы, в силу чего в любой части биосферы непрерывно идут изменения в составе и распределении организмов. Выделение исторической биогеографии в указанном смысле в самостоятельный раздел нисколько не устраняет возможности и необходимости и в других разделах биогеографии учитывать исторический путь созидания современных особенностей флоры и фауны.

В середине XVIII в. изобретение драги (Марсильи и Донати, Marsigli e Donati, 1750) и планктонной сетки (О. Мюллер, O. Müller, 1777) привлекло внимание многих биологов к сбору и изучению морских организмов. В первой половине прошлого столетия стали появляться капитальные работы (Одуэн и Мильн-Эдвардс, Audouin et Milne-Edwards, 1832; М. Сарз, Sars, 1835, и Форбс, Forbes, 1844), включавшие уже много существенных данных о закономерностях зонального (вертикального) и географического (горизонтального) распределения морских организмов и давшие возможность австрийскому зоологу Шмарда (Schmarda) включить в свою зоогеографию ряд сведений по морской фауне (1853).

Со второй половины прошлого столетия накопление материалов и развитие синтезирующих обобщений в области изучения планктона и бентоса шло в значительной степени различными путями, что определялось временем введения в практику и различными качествами применявшихся орудий сбора. Применение довольно совершенной количественной планктонной сетки (В. Гензен, W. Hensen, 1877) сразу повело биологов по пути количественных исследований мира пелагических существ, количественные же исследования бентоса стали возможны только через

35 лет, с изобретением дночерпателя (Экман, 1909, и Петерсен, Petersen, 1909).

Эпоху в изучении планктона сделала планктонная экспедиция В. Гензена (1889) на судне «Националь». Собранный количественными планктонными сетями материал дал возможность многим биологам изобразить на картах количественное распределение (число экземпляров) различных групп планктонных организмов. В качестве иллюстрации приводим одну из большого числа подобных карт (рис. 1). На этих кар-



Рис. 1. Количественное распределение (по числу экземпляров) представителей рода Trichodesmium (Schizophyceae) (по Вилле). Волнистая линия — северная граница распространения; кружки — встречаемость в малом количестве экземпляров

тах по маршруту корабля «Националь» отображено в виде треугольников количество отдельных компонентов фито- и зоопланктона. К этой же группе схем можно отнести появившуюся позднее карту Ломанна (Lohmann [31]) с количественным распределением в Атлантическом океане отдельной формы кокколитофорид Pontosphaera huxleyi (рис. 2), хорошо отражающим общее распределение всего атлантического планктона.

Большая серия работ по материалам планктонной экспедиции, вышедших в конце прошлого и начале настоящего столетия (1893—1904), несомненно явилась первыми обобщениями, дававшими представление о характере и неравномерности распределения пелагических организмов в океане. Казавшаяся до того однородной среда оказалась в одних частях обильно населенной самыми различными организмами, в других — исключительно бедной. По подобному типу обобщений планктонология на 2—3 десятка лет обогнала изучение бентоса, так же, как

и изобретение количественной планктонной сетки на 30 с лишним лет обогнало изобретение дночерпателя.

Таким же образом впервые для планктона появились схемы выделения областей мирового океана по однородному составу планктона (Клеве, Cleve [19]) (рис. 3). Дата этих биогеографических обобщений,




Рис. 2. Карта распределения кокколитофориды Pontosphaera huxleyi (количество клеток на литр) (по Ломанну)

впервые полученных для фитопланктона (1897), является не менее знаменательной, чем предыдущая. Впервые районирование океанических вод проведено по границам распространения биомических[1] комплексов, установленных на основе количественного распределения.

К этой же категории зоогеографических обобщений следует отнести и такие частные обобщения, как, например, замечательную для своего времени карту Дамá (Damas [22]) с районами нереста трески (рис. 4).

Следующим крупнейшим этапом дальнейшего развития в этом же направлении изучения закономерности распределения планктона по мировому океану явилась экспедиция на судне «Метеор» (1925—1927), отделенная от планктонной экспедиции Гензена 35 годами.

На основании количественных сборов планктона, собранного при помощи современных технических приспособлений, Гентшель (Hentschel) дает известную карту (1929) количественного распределения планктона поверхностного слоя воды (рис. 5) для южной части Атлантического океана; так же, как это было и при обработке материалов планктонной экспедиции, он строит ее по количеству экземпляров в литре воды. Через несколько лет Гентшель [28], на основании мате-

[1] Биома — животное и растительное население вместе.

риалов «Метеора» и своих более ранних работ, дает интереснейшую теоретическую схему распределения поверхностного планктона (рис. 6) в идеальном океане, одинаково применимую и к Атлантическому и к Тихому океанам.




Рис. 3. Карта фитопланктических комплексов северной Атлантики (по Клеве). *D* — Didymus, *T* — Tricho, *S* — Styli, *Si* — Sira, *C* — Chaeto, *Tr* — Tripo (plankton)

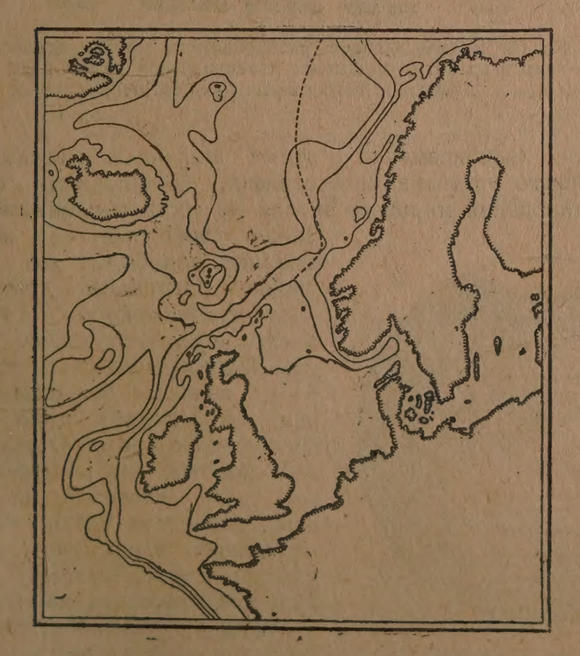


Рис. 4. Районы нереста трески (по Дамà)

Более конкретную интерпретацию того же явления дают Рессель и Ионг (Russel a. Yonge) в своей известной книге «Моря». Исключительно ценным обобщением является данная В. Богоровым [4] характери-

стика изменений вегетативного цикла планктона океана при продвижении из высоких широт в экваториальную зону (рис. 7).

Согласно этой схеме, полярным и экваториальным зонам свойственен моноциклический тип годового развития планктона, умеренным зонам —

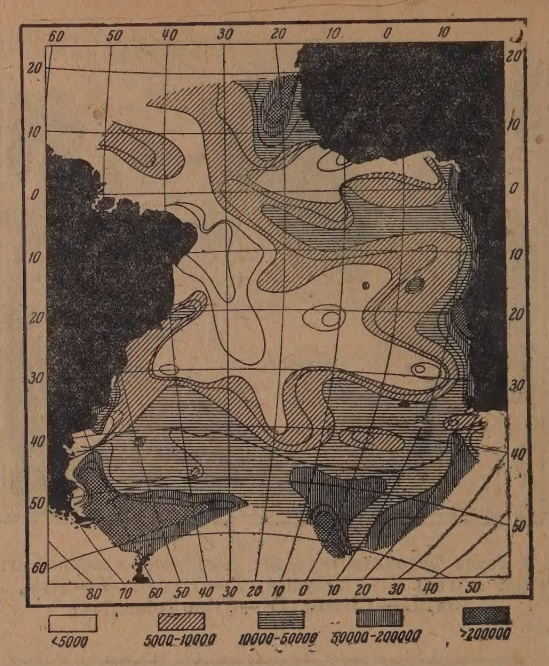



Рис. 5. Количественное распределение (число экземпляров на литр) планктона поверхностной толщи воды Атлантического океана (по Гентшелю)

дициклический. Одновременно с этими широкими и весьма важными для дальнейшего развития биогеографии обобщениями появляется и карта районирования мирового океана по составу планктона Штейера Steuer [46]) (рис. 8), на 37 лет позднее подобной же карты Ортманна (Ortmann) давшего схему зоогеографического районирования океана преимущественно для бентоса. Зоогеографическая схема Штейера не является большим шагом вперед, так как дает мало нового по сравнению с картой Ортманна; с другой стороны, она построена на основе чисто качественных характеристик, без учета очень большого накопленного планктонологией материала по количественному распределению планктических комплексов.

Сходную с планктоном картину развития зоогеографических представлений дает и изучение морского бентоса; имеющиеся различия ограничиваются только последовательностью развития отдельных этапов.

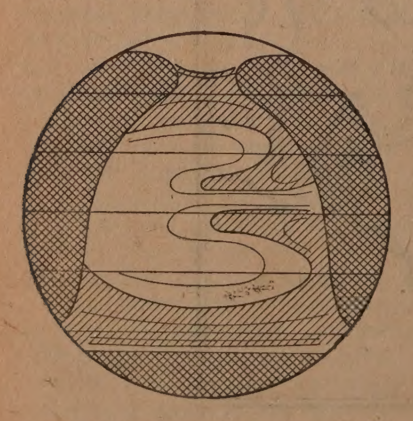


Рис. 6. Схема теоретического количественного распределения планктона в некотором идеальном океане (по Гентшелю)

Ортманн [36] в известной книге «Основы морской зоогеографии» дал карту биогеографического районирования мирового океана. Карта Ортманна настолько удачно составлена (хотя, как известно, основным материалом автору послужили десятиногие ракообразные), что и по сей

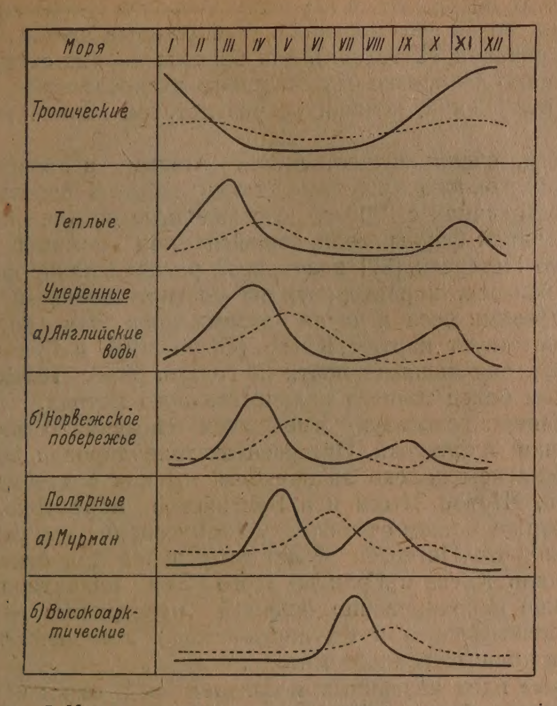



Рис. 7. Циклы количественного развития океанического планктона на разных широтах (по Богорову). Сплошная линия — фитопланктон, пунктирная—зоопланктон

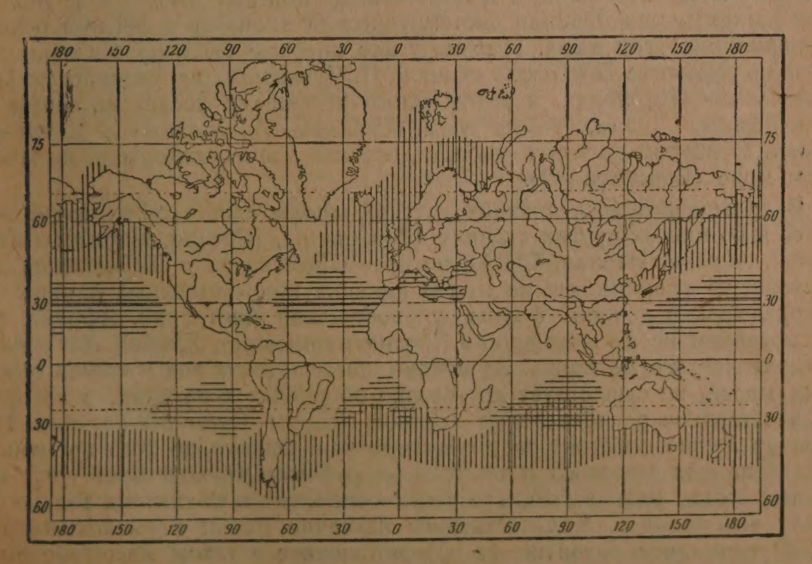



Рис. 8. Области распространения веслоногих ракообразных океанического планктона по (Штейеру)

день сохраняет свое значение. Все последующие схемы зоогеографического районирования мирового океана, составленные на основе качественной оценки фауны, с бо́льшими или меньшими изменениями повторяют карту Ортманна.

В отличие от планктона, в изучении которого схемы количественного распределения на 40 лет обогнали качественные схемы общеокеанического районирования (Штейера), для бентоса первая схема районирования дана именно на основе качественного распределения, на 15 лет ранее первых обобщений, явившихся результатом количественного изучения бентоса.

Следующим, очень существенным этапом в зоогеографическом районировании донного населения моря явились работы Петерсена и его учеников (начиная с 1909 г.), составленные по данным количественного учета донной фауны, собиравшейся при помощи дночерпателя. Прежде всего Петерсен [37] картировал распределение фаунистических комплексов бентоса, характеризуя их соответственными количественными показателями веса и числа экземпляров. Эта карта Петерсена вполне соответствует картам Клеве (Cleve [19]) и Грана (Gran [25]) для планктона, появившимся почти 20 годами ранее, только сделана она с применением более точного количественного метода.

В дальнейшем, используя имевшиеся сведения о распространении фауны северной Атлантики, Петерсен экстраполировал донные фаунистические комплексы далеко за пределы датских вод — до Гренландии, Шпицбергена, Новой Земли и в Балтийское море (рис. 9). Конечно, сейчас мы уже не можем считать эту схему вполне удовлетворительной. Однако важно, что Петерсен 35 лет тому назад для бентоса сделал то же, что сделали Клеве и Гран до этого для планктона, дав впервые географическое районирование больших пространств моря по биомическим (флористическим и фаунистическим) комплексам, выделенным на основании количественного метода.

Правильные идеи названных исследователей, однако, медленно входили в практику сбора и обработки морского материала и в теоретические обобщения зоогеографов. Только в нашей стране в течение последних 25 лет количественные исследования морской флоры и фауны на всех наших морях приняли систематический характер и легли в основу изучения биологии моря. Именно у нас впервые были продолжены работы по методике Петерсена сначала Н. Чугуновым на Каспийском [15] и Азовском [16] морях, а затем многочисленными исследователями на Баренцовом, Белом, Каспийском, Азовском, Аральском и Японском морях. Особенно высокого уровня достигли эти исследования на Азовском море (Воробьев [6]).

В дальнейшем исследования датской школы нашли своих продолжателей и во многих других странах (Финляндия, Швеция, Норвегия, Германия, Англия, Италия, США), но преимущественно в европейских. До настоящего времени мы не имеем никаких количественных данных по распределению донной фауны у побережий Австралии, Африки (за исключением нескольких проб в Средиземном море), Южной Америки и антарктического материка. За исключением датских вод и наших советских морей, не существует достаточно обширных акваторий, в которых количественное распределение донной фауны было бы изучено. Несколько лучше обстоит дело с планктоном. Однако до сего времени в исследованиях морского планктона за рубежом господствует явно порочный метод количественного учета компонентов планктона только по числу экземпляров. Количественное изучение жизни моря получило в СССР громадное развитие, не осуществленное в таком масштабе ни в одной другой стране. Самое существенное в этих работах заключается в том, что на основе всестороннего количественного учета распределе-

ния жизни в морях СССР советским исследователям удалось создать очень ценный научный базис для хозяйственного освоения сырьевых ресурсов моря и реконструктивных их изменений.

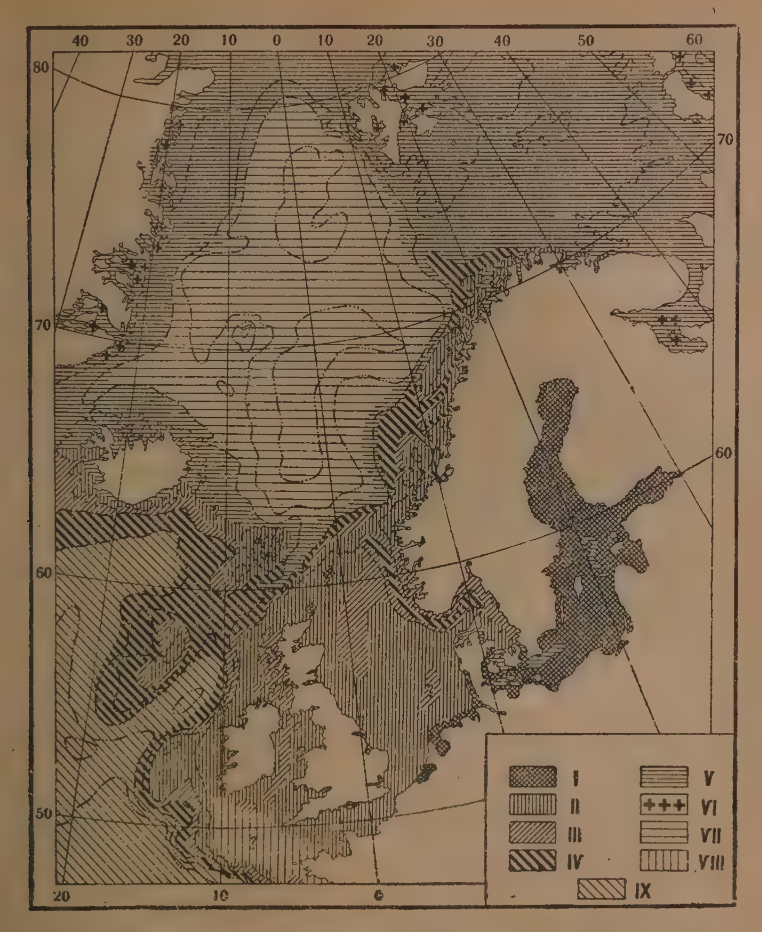



Рис. 9. Фаунистические комплексы („animal communities“) бентоса северной части Атлантического океана (по Петерсену).

*I* — комплекс Macoma baltica, *II* — комплекс Venus gallina; *III* — комплекс Brissopsis lyrifera, *IV* — комплекс Br. lyrifera глубоководный, *V* — северные сообщества — Macoma calcarea, Astarte borealis, *VI* — северные сообщества с Portlandia arctica, *VII* — северные сообщества с Pecten frigidus, *VIII* — комплекс Лузитанской области, *IX* — комплекс глубинной фауны Атлантики

В 1936 г., через 25 лет после Петерсена, Спэрк (Spärck) повторяет попытку Петерсена экстраполировать фаунистические комплексы датских вод далеко за их пределы, присоединяя к старым данным Датской биологической станции новые данные по Исландии, Гренландии, Ян-Майену, Шпицбергену и Баренцовому морю (рис. 10). Спэрк считает необходимым положить в основу зоогеографического районирования фаунистические комплексы, установленные количественными методами, и работу свою называет «Зоогеографическое значение фаунистических комплексов Петерсена».

В 1938 г. Филатова чрезвычайно удачно показывает возможность точного разграничения отдельных фаунистических комплексов путем использования количественных данных (рис. 11).

Можно также вспомнить, что в 1934 г. Ремане (Remane) в своей статье о проблеме солоноватоводности границу между морской и солоноватой зонами Балтийского моря проводит там, где морские и солоноватоводные формы дают по 50% общего числа видов, т. е. определяет солоноватоводность в зависимости от преобладания той или иной группы видов.



Рис. 10. Распространение арктических и бореальных фаунистических комплексов бентоса северной Атлантики (по Сперку). Сплошные черные обозначения соответствуют арктическим комплексам, половинные — борео-арктическим переходным, с точкой внутри — бореальным и светлые — бореально-средиземноморским

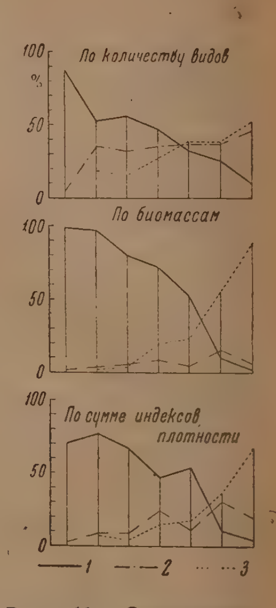



Рис. 11. Соотношение бореальных, арктических и арктическо-бореальных видов в комплексах донной фауны юго-западной части Баренцова моря при продвижении с запада на восток (по Филатовой). *1* — бореальные; *2* — арктические; *3* — арктическо-бореальные

В наших отечественных исследованиях методика Петерсена была не только применена со всеми деталями, но и расширена и углублена.

Впервые для обширного морского водоема (Баренцово море) была дана карта распределения фаунистических комплексов и биомассы всего бентоса и основных составляющих его групп при помощи изобент (рис. 12) [5, 10, 13, 48].

Количественное изучение донной фауны Баренцова, Белого и Карского морей дало, прежде всего, подразделение на фаунистические комплексы, соответствующие аналогичным комплексам Петерсена и Спэрка. Распределение этих комплексов (не приводимое нами на рисунках) дало возможность провести точные границы между бореальной и арктической областями и подобластями последней (рис. 12). С другой стороны, количественное распределение, впервые для донной фауны обширной акватории океана (около 1,5 млн. км$^2$), указывает, так же как это было показано одновременно на схемах Гентшеля для планктона, что качественное (приводящее в дальнейшем к биомическому райо-

нированию — фито + зоогеографическому) и количественное (приводящее к типологическому районированию) распределение организмов совершенно не совпадают в своих границах, подчиняются различным обуславливающим причинам и должны приводить к различным схемам районирования.

Точное количественное разграничение фаунистических комплексов для Баренцова моря было положено в основу фаунистического районирования; таким образом, прямым количественным методом Броцкая и Зенкевич [5] подтвердили зоогеографические подразделения Баренцова моря, предложенные Шорыгиным [14] на основании косвенного количественного учета, и внесли коренное исправление в прежде существовавшие схемы районирования. Нашими работами на Баренцовом море было установлено, что районирование по количественному распределению не совпадает с границами фаунистических комплексов.

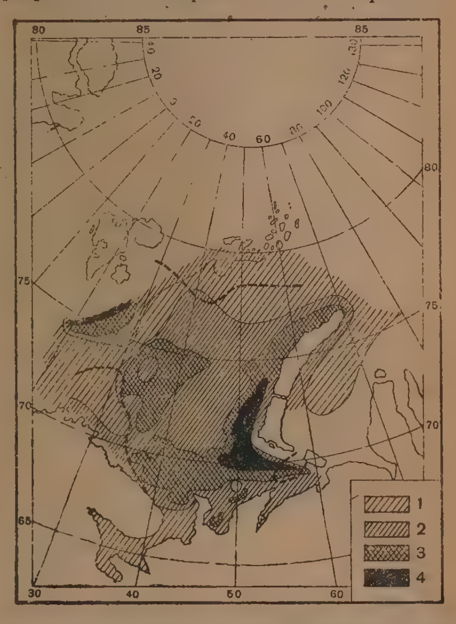



Рис. 12. Схематическое распределение биомассы бентоса Баренцова моря и соседних морей и основные зоогеографические границы (по Броцкой и Зенкевичу).

*1* — < 25, *2* — 25 — 100, *3* — 100 — 300, *4* — > 300 г/м². Штриховые линии дают границы между бореальной и арктической областями (левая) и между верхне- и нижнеарктическими подобластями арктической области (правые)

Таким образом, на основе количественного изучения фауны устанавливаются два пути районирования — по фаунистическим комплексам и по продуктивным свойствам. Материалы по количественному распределению населения мирового океана выявили основной характер широтной зональности, столь тесно увязывающей продуктивные свойства морских организмов с физико-химическими факторами океанической среды. Приполярные области Арктики и Антарктики[2] одинаково бедны жизнью. Это обусловливается темнотой зимней ночи, постоянной низкой температурой, длительным существованием ледового покрова и, в большинстве сезонов года, наличием солевой стагнации, препятствующей выносу на поверхность питательных солей. Это области очень короткого, часто очень сильного и остро выраженного вегетационного периода, особенно в зонах, приуроченных к кромке полярных льдов. К экватору от этих олиготрофных зон располагаются в обоих полушариях пояса обильного развития жизни.

Эти политрофные зоны характеризуются значительными сезонными колебаниями температуры, обычно при отсутствии очень низких температур, хорошим летним прогревом, бурно идущими процессами верти-

---

[2] Впрочем, мы еще не имеем точных данных о границах и даже наличии этой олиготрофной зоны в Антарктике; вероятно, она очень узка. В северном же полушарии эта приполярная область тянется в иных местах на 1,5—2 тыс. км к югу от полюса. В результате колоссальный по размерам бассейн в 10—12 млн. км² выпадает из возможностей промыслового использования. Мы не должны, однако, исключать в будущем возможность изменения режима арктического бассейна в целях его навигационного, промыслового и всякого иного использования.

кального перемешивания, выносящими на поверхность питательные соли, и длительным вегетативным периодом. Это наиболее плодородные зоны мирового океана. К ним приурочены и богатейшие мировые промысловые районы (рис. 13).

От обеих политрофных зон к экватору располагаются беднейшие, в смысле биологической продуктивности, зоны мирового океана. Эти океанические пустыни обязаны своим существованием резко выражен-

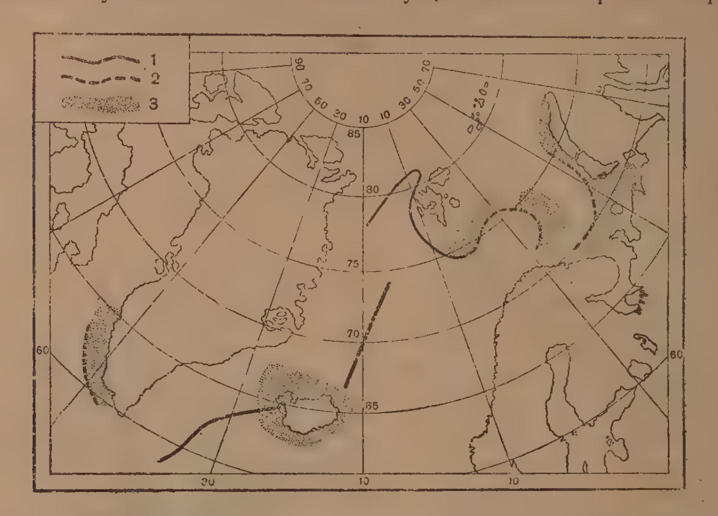


**Рис. 13. Распределение полярного фронта в северной части Атлантики и районы особо обильного скопления жизни и промысловых объектов.**

*1* и *2* — полярный фронт; *3* — районы обильной жизни и промысла (по Броцкой и Зенкевич)

ной температурной стагнации вод, ничтожным количествам питательных солей, возможно постоянным очень высоким температурам и резкому действию лучей солнца.

Почти в самой экваториальной зоне, в области экваториальных противотечений существует весьма узкий пояс несколько повышенной продуктивности в зонах дивергенции тропических вод. Таким образом, можно различать семь широтных зон мирового океана, резко различных по показателям биологической продуктивности.

Однако эти семь зон не дают картины полной симметрии — все соответственные зоны северного и южного полушария имеют разную ширину. Еще более резка асимметрия в меридиональном направлении. Основная причина биологической асимметрии океана — асимметрия распределения материковых глыб и следствие ее — асимметрия океанических течений, а также асимметрия в распределении климатических зон.

Изучение распределения областей количественного обилия населения океана дает возможность выделить зоны, особенно богатые жизнью, и установить, что многие участки этих зон являются также и богатейшими районами рыбного промысла. Установлены и некоторые другие связанные с количественным распределением жизни в океане закономерности. Укажем, например, на замечательное явление использования биологических выгод, предоставляемых разными районами океана в разные сезоны года, наиболее подвижным компонентом пелагиали — рыбами, китами, ластоногими и, возможно, некоторыми головоногими. В летний период массы этих животных устремляются в политрофную зону на откорм, с наступлением зимы — отходят обратно на размножение в более теплые, но менее продуктивные зоны. Эта биологическая поляризо-

ванность морского нектона одно из характернейших явлений в биогеографии океана.

К этой же группе зоогеографических обобщений можно отнести и то районирование комплексов объектов мирового морского промысла, которое так удачно показано Рассом в последнее время в ряде докладов и суммировано в его последней книге [12].

Фаунистическое районирование, первоначально проводившееся (Ортманн, Штейер, Экман и др.) на базе качественной оценки фауны, и идущее ему на смену районирование на базе количественного выделения фаунистических комплексов (Петерсен, Сперк, Броцкая и Зенкевич, Филатова и др.) не дают основания уделять меньшее внимание вопросам регистрирующей биогеографии. Материал этот не только требует дальнейшего внимательного изучения, но и дает возможность построения многих важных обобщений.

Накопление материалов по регистрирующей зоогеографии прежде всего должно привести к созданию картины видового и группового распределения организмов в галосфере.

Экваториальный пояс дает приют качественно наиболее богатой фауне, высокие широты, наоборот, характеризуются качественно очень бедной фауной. Размах колебаний очень велик — по крайней мере в 100 раз. Их можно выразить в виде схематической карты (рис. 14).

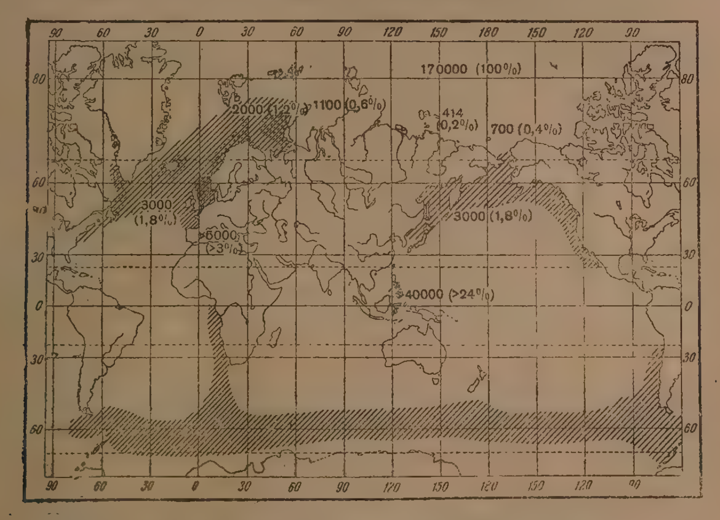



**Рис. 14. Схема качественного обилия животного населения мирового океана. Общее количество видов морских животных (150 000) принято за 100 %. Штриховкой выделены районы обильного скопления жизни в океане (оригинал)**

Мы пока не можем дать объяснений этому явлению. Следует ли искать причину в температурных различиях, в разнообразии биотопов, или в различной древности тепловодной и холодноводной фаун, связанной с климатическими изменениями на поверхности Земли?

Совершенно несомненна такая же неоднородность качественного разнообразия (видового и группового) между двумя океанами, между восточными и западными частями обоих океанов, между отдельными морями и частями морей. Так, мы знаем, что арктический и антарктический планктон богаче диатомовыми, тепловодный — перидинеями, кокколитофоридами, фораминиферами, радиоляриями, сифонофорами, сальпами, ктенофорами и т. д. Так же велики различия в бентосе: известно громадное преобладание в теплых морях крабов, морских лилий, мадре-

норовых кораллов и т. д. Темп роста, возраст, размеры тела претерпевают также в пределах галосферы резкие изменения. Явления эти многообразны и разнородны. Известно, что многие морские организмы по мере продвижения в высокие широты увеличивают размеры тела и сроки жизни, особенно моллюски и ракообразные. Некоторые формы северных широт отличаются гигантизмом (коралл умбеллула, камчатский краб, бореохитон Японского моря и мн. др.). Но так же хорошо известны и диаметрально противоположные примеры крупных размеров тела многих тепловодных форм (тридакна, кальмары, морские черепахи и т. д.).

Какие-то закономерные изменения претерпевают морские организмы и в химизме скелетов, полостной жидкости и самого тела. Так, теплые моря характеризуются резким повышением способности к накоплению карбонатов. Многие организмы восточной стороны Атлантического океана богаче иодом, чем организмы западной его стороны. Во всех этих отношениях океан не однороден и, вероятно, в его пределах могут быть выделены различные биохимические провинции.

Претерпевают изменения по мере продвижения из высоких в низкие широты биологические циклы, темп роста и возраст, плодовитость и т. д., и т. п.

Для ответа на все подобные вопросы, представляющие собою одну из увлекательнейших страниц биологии, потребуется громадная работа, в результате которой возникнут многие синтезирующие обобщения районирования галосферы по качественному составу, морфологическим, биологическим и физиологическим особенностям и химическому составу морских организмов.

Зоогеографическое районирование, вытекающее из распределения фаунистических комплексов, приводит нас, между прочим, к широкой обобщающей схеме акклиматизационных путей в общеокеаническом масштабе. Это как раз одно из тех зоогеографических обобщений, которое открывает поистине колоссальные возможности рациональной реконструкции морской промысловой базы. В основу указанной схемы можно положить существование в неритической зоне обоих океанов 14 ныне разобщенных фаун (арктическая, антарктическая, по две амфиатлантических и амфипацифических бореальных и по две таких же нотальных, и наконец четыре тропических). За время раздельного существования эти фауны дивергировали в различнейших направлениях; они несомненно дают богатейший фонд для аклиматизационных переносов в сходные климатические зоны. Можно считать, что таких генеральных линий в обоих направлениях имеется 64.

История развития морской фауны потребует в дальнейшем не менее кропотливой исследовательской работы; но и сейчас уже она дает ряд ценнейших обобщений и для открытых частей мирового океана, и для отдельных морей, вдающихся в материки.

Так, Экманом разъяснена схема путей развития четырех тропических, ныне разорванных фаун (рис. 15) из целостной тропической фауны моря Тэтис, простиравшегося в третичное время в широтном направлении от области Центральной Америки через Евразию до Тихого океана.

Несомненно к этому же разделу зоогеографии следует отнести и разработку таких явлений, как сходство фаун северных частей Атлантического и Тихого океанов и анализ биполярного, амфибореального, амфипацифического, амфиантлантического, амфиарктического и иного типа географического распространения, на что в свое время обратил пристальное внимание Л. Берг [1, 2, 3], блестяще суммировавший факты и нашедший всем этим явлениям совершенно правильное объяснение в историческом прошлом.

Трудами нескольких наших морских зоогеографов (Горбунов, Гурья-

нов, Дьяконов, Шмидт и др.) блестяще разработана история возникновения и пути формирования фауны Арктического бассейна (рис. 16). Из отдельных морей особенно тщательно рядом шведских и финляндских исследователей разработана история происхождения и развития фауны Балтийского моря, а нашими русскими и советскими учеными — морей южнорусской геосинклинали — Черного, Азовского, Каспийского и Аральского.

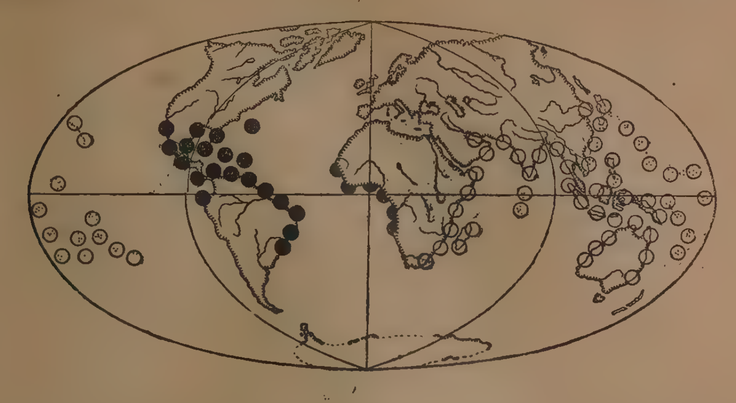


Рис. 15. Четыре, ныне разобщенные, тропические фауны (по Экману)

Большое внимание исследователей привлекает в настоящее время также проблема возникновения и развития фаун воздушной, солоноватоводной, пресноводной и пещерной. Если принимать, что все эти фауны генетически связаны с морской, то очевидно, что весь вопрос в целом должен решаться в рамках морской зоогеографии.

В связи с этим встает и другая весьма крупная проблема, пока еще совершенно не разработанная,— история самой океанической фауны, столь тесно связанная с историей возникновения жизни и фазами развития Земли и самого мирового океана как среды обитания. В этот же раздел следует отнести и разработку важнейшего понятия биогеографии — понятие реликта.

Изложенный выше исторический обзор развития современных биогеографических представлений для мирового океана с достаточной ясностью устанавливает объем, задачи и подразделения морской зоогеографии.

Подводим итог сказанному выше. Задача биогеографии — установление закономерностей распределения организмов в морской среде в пределах крупных ее подразделений.

Накопление биогеографического материала и построение на его основе синтезирующих обобщений возможно по трем основным, тесно связанным между собою, но не перекрывающим друг друга, направлениям:

1. Регистрирующая биогеография (биомическая) устанавливает качественный состав, морфологические, биологические, физиологические и биохимические особенности населения океана и его отдельных частей и, сводя население отдельных районов в биомические (флористические и фаунистические) комплексы, дает схемы биомического районирования.

2. Типологическая биогеография, анализируя количественное распределение всего населения океана и отдельных составляющих его групп, вскрывает общие закономерности и причины количественного накопления жизни в целом, отдельных групп и форм в водной массе океана и его частей, и дает схемы типологического районирования.

3. Историческая биогеография, изучая генезис и пути формирования

океанических флоры и фауны и их составных частей, дает синтезирующие схемы генетической структуры.

Следующим вопросом, требующим внимательного анализа, является вопрос о достаточно четком представлении об основных объектах и методах зоогеографии.

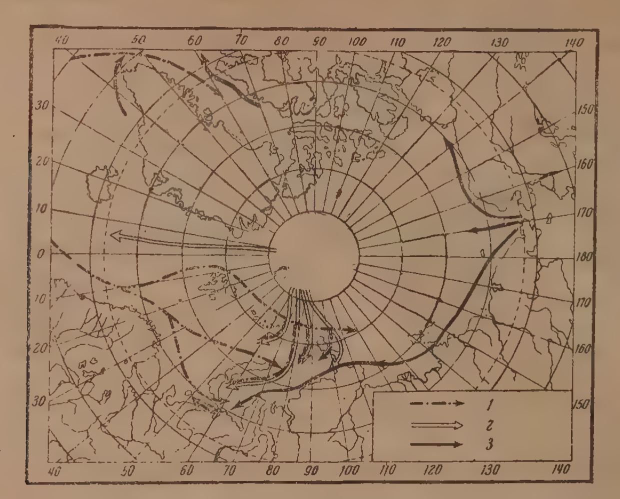



**Рис. 16. Схема путей распространения амфипод и изопод в Арктике (по Гурьяновой).**

*1 — североатлантические формы, 2 — формы полярного бассейна, 3 — тихоокеанские формы*

Основным объектом биогеографии можно считать изучение качественных (биомических) и количественных (типологических) ареалов морских организмов, а также общих им морфологических, физиологических, биологических и химических особенностей для отдельного вида, более высоких систематических категорий и, наконец, фаунистических комплексов.

Очень важной единицей зоогеографического анализа является биомический комплекс, представляющий собою качественно и количественно охарактеризованную группировку, сохраняющую на достаточно обширном ареале некоторое постоянство состава и структуры. Наилучшее выражение фаунистические комплексы нашли в работах Петерсена и его учеников и ряда советских исследователей.

Менее ясно пока понятие типологического ареала. Разъяснить его можно следующим образом. Каждый вид, более высокая систематическая категория и, наконец, фаунистический комплекс могут быть охарактеризованы не только качественным распределением, но и количественно. Для отдельных видов это выполнено мною и В. Броцкой в названных нами экологических ареалах. Ареалы такого же типа могут быть составлены и для более высоких систематических категорий. Это осуществлено пока только нами для полихет, моллюсков и иглокожих Баренцова моря, а затем В. Воробьевым для Азовского.

Суммируя все эти частные экологические ареалы, мы получаем схемы типологического районирования, показанные нами на примере гентшелевских схем для планктона Атлантического океана и наших — для бентоса и рыб северной Атлантики и для Баренцова моря. Как мы уже указывали выше, типологическое и биомическое районирование (биомические и экологические ареалы) не совпадают.

В связи с развернутой концепцией мы совершенно не можем согласиться с тем определением фаунистического комплекса, которое дает

Г. Никольский [11],— «группа видов, связанная общностью своего географического происхождения».

Нет никаких оснований очень нужное и вошедшее в обиход научное понятие наполнять новым содержанием, тем более, что в определении, даваемом Никольским, кроется то, что именуют contradictio in adjecto,— под фауной мы все разумеем полностью все животное население каждого биотопа, а в состав фауны могут входить и почти всегда входят генетически разнородные компоненты. «Фаунистическим» комплексам Никольского должно быть дано другое название, чтобы отразить в термине содержание понятия и не вносить путаницу в существующие понятия.

Теперь нам остается еще ответить на вопрос, каковы методы зоогеографии, если следовать и дальше развертываемой в настоящей статье концепции.

Из всего предыдущего должно быть совершенно ясно, что современная морская биогеография оперирует двумя основными методами — качественным (регистрирующая и историческая биогеография) и количественным (типологическая биогеография) описанием фауны. Может быть, не будет ошибкой считать эти два метода одним — качественно-количественным методом, тем более, что в этой последней формулировке мы оттеняем внутреннюю связь обеих оценок явления — качественной и количественной.

Я полагаю, что все изложенное выше является совершенно убедительным и решительным возражением против очень ответственного, но в корне неправильного положения Никольского [11], что «основная задача современной зоогеографии — это анализ генетического состава фауны...», а «...зоогеографическое районирование — в значительной степени пройденный этап в развитии зоогеографии, ибо выделение крупных районов в основном закончено». Никаких других проблем перед современной зоогеографией Никольский не ставит.

Я не вижу надобности подвергать эти формулировки более детальной критике. Не знаю, удалось ли мне показать это, но мне кажется совершенно очевидным тот прекрасный путь, который прошла в своей 200-летней истории биогеография моря, начав с накопления флористического и фаунистического материала и с теоретических обобщений абстрактного характера и придя в настоящее время к связи по широкому фронту с народнохозяйственными проблемами. Мы должны помочь зоогеографии сойти с ее объективно-теоретического пьедестала и стать наукой, в которой неразрывно связаны теория и практика; эта наука дает основной зоогеографический базис хозяйственного использования богатейшего населения океанов и морей и может намечать перспективы рационального регулирования системы использования животных и растительных сырьевых ресурсов моря. К этому имеются все данные, это полностью соответствует пройденному историческому пути, современному содержанию и перспективам дальнейшего успешного развития биогеографии моря.

### Литература

1. Берг Л. С. Об амфибореальном распространении морской фауны в северном полушарии, Изв. Географ. о-ва, т. 66, вып. 1, 1934.—2. Берг Л. С.. Биполярное распространение организмов и ледниковая эпоха, Изв. Росс. Академии Наук, 1920.—3. Берг Л. С., О причинах сходства фауны северных частей Атлантического и Тихого океанов, Изв. Академии Наук, 1918.—4. Богоров В., Особенности сезонных явлений в планктоне полярных морей и их значение для ледовых прогнозов, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 5, 1939.—5. Броцкая В. А. и Зенкевич Л. А., Количественный учет донной фауны Баренцова моря, Тр. ВНИРО, т. IV, 1939.—6. Воробьев В. П., Бентос Азовского моря 1945 (дисс., рукопись).—7. Гурьянова Е. Ф., К вопросу о происхождении и истории развития фауны полярного бассейна, Изв. Академии Наук СССР, т. 5, серия биологическая, 1939.—8. Гурьяно-

ва Е. Ф. Фауна полярного бассейна и пути ее обмена с фаунами соседних районов мирового океана, II Всес. географ. съезд, 1947 (тезисы).— 9. Зенкевич Л. А. и Броцкая В. А., Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцова моря, Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 3, 1937.—10. Зенкевич Л., Фауна и биологическая продуктивность моря, 1947 (в печати).—11. Никольский Г. В., К познанию биологической специфики фаунистического комплекса и ее значение для зоогеографического анализа фауны, II Всес. географ. съезд, 1947 (тезисы).—12. Расс Т., Мировой промысел водных животных 1947 (в печати).—13. Филатова З. А., Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцова моря, Тр. ВНИРО. вып. 2, 1938.— 14. Шорыгин А. А., Иглокожие Баренцова моря, Тр. Плов. морск. научн. ин-та, т. III, вып. 4, 1928.—15. Чугунов Н. Л., Опыт количественного исследования продуктивности донной фауны в северном Каспии..., Тр. Астрах. ихт. лаборатории, т. V, 1, 1923.— 16. Чугунов Н. Л., Предварительные результаты исследования продуктивности Азовского моря, Тр. Аз.-Черн. научно-пром. эксп., 1, 1926.—17. Blegvad H., Methoden der Untersuchungen der Bodenfauna des Meerwassers, Handbuch der biol. Arbeitsmethoden, Abt. IX, T. 5, H. 2, 1927.—18. Broch H., Methoden der marinen Biogeographie, Handbuch der biol. Arbeitsmethoden, Abt. IX, T. 5, H. 1, 1928.— 19. Cleve R. T., A treatise on the phytoplankton of the Atlantic and its tributaries and on the plankton of Skagerak, Upsala, 1897.—20. Dahl Fr., Über d. horiz. u. vertik. Verbreitung d. Copepoden im Ozean, Verh. d. d. Zool. Ges., 1894.—21. Dahl Fr., Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie, 1921 u. 1923.—22. Damas D., Contribution à la biologie des Gadides, Rapports et Procès-verbaux, 18, 1909.—23. Ekman S., Indo-Westpazifik und Atlanto-Ostpazifik, eine tiergeographische Studie, Zoogeographica. 2, 1934.—24. Ekman S., Tiergeographie des Meeres, 1935.—25. Gran H. H., Das Plankton des norwegischen Nordmeeres, Report on Norwegian Fishery- and Marine-Investigation, 2, 1902.—26. Haeckel E., Generelle Morphologie, 1866.—27. Hansen H. I., Die Cladoceren und Cirripedien, Erg. d. Plankton-Expedition, Bd. 2, G. d., 1899.—28. Hentschel E., Das biologische Werk der «Meteor»-Expedition, Der Biologe, Nr. 1, 1938.— 29. Hesse R., Tiergeographie, 1924.— 30. Lohmann H., Appendicularien, Erg. d. Plank.-Exp., Bd. 2, E. C., 1896.—31. Lohmann H., Die Coccolithophoriden. Arch. f. Protistenkunde, I, 1902.— 32. Lohmann H., Eier u. sog. Cysten, Erg. d. Plank.-Exp., Bd. 4, N, 1904.—33. Lohmann H., Neue Untersuchungen über die Verteilung des Planktons im Ozean, S.-B. Ges. Naturf. Freunde, Berlin, 1916.— 34. Maas O., Craspedote Medusen, Erg. d. Plank-Exp., Bd. 2. K. C., 1893.—35. Ortmann A., Decapoden und Schizopoden, Erg. d. Plank.-Exp., Bd. 2, G. b., 1893.— 36. Ortmann A., Grundzüge der marinen Tiergeographie, 1896.—37. Petersen C. G. and P. Boysen, Jensen, Valuation of the Sea, I, Rep. Dan. Biol. Stat., 20, 1911.—38. Petersen C. G. and P. Boysen, Jensen. On the distribution of the animal communities on the Sea bottom, Rep. Dan. Biol. Stat., 22, Appendix to Report XXI, 1914.—39. Popovsky A., Acanthometriden, Erg. d. Plank.-Exped., Bd. 3, Lief. f., 1904.—40. Reibisch J., Pelagische Phyllodociden u. Typhloscoleciden, Erg. d. Plank.-Exp., Bd. 2, H. C., 1895.—41. Remane A., Die Brackwasserfauna, Zoolog. Anzeiger, 7 Supplementband, 1934.—42. Simroth H., Gastropoden, Erg. d. Plank.-Exp., Bd. 2, F. α, 1895.— 43. Schmarda L., Die geographische Verbreitung der Tiere, 1853.— 44. Spärck R., Über die zoogeographische Bedeutung der Petersenschen Tiergemeinschaften, Zoogeographica, Bd. 3, H. 2, 1936.— 45. Steuer A., Planktonkunde, 1910.— 46. Steuer A., Zur planmässigen Erforschung der geographischen Verbreitung des Haliplanktons, besonders der Copepoden, Zoogeographica, Bd. I, H. 3, 1933.—47. Systematic Investigation of the Oceans. Nature, June 15, 1929.— 48. Zenkewitsch L., Brozky V. and Idelson M., Materials for the study of the productivity of the sea-bottom in the White, Barents and Kara Seas, Journal du Conseil, v. 3, No. 3, 1928.

---

# THE TASK, THE OBJECT AND THE METHODS OF MARINE BIOGEOGRAPHY

L. A. ZENKEVITCH

Institute of Zoology of the State University of Moscow

Summary

The principles governing the historical development and the modern distribution of terrestial, fresh-water and marine plants and animals are very different and hence marine, fresh-water and terrestial biogeography widely differ both in course of their development and in the level attained. There are, however, many principles that can be applied to organisms inhabiting each of these environments.

At present there are no sufficiently solid grounds for any essential changes in the existing classification of biogeography according to which the statistical biogeography (floristic and faunistic), the ecological (typological) and the historical biogeography are distinguished. All these three branches bring their evidence to one common synthesis — the schemes of spatial typisation of the World's Ocean.

The historical development of marine biogeography contributes to the understanding both of the problems of biogeography as a whole and of those of its three main branches, as well as to the firm determination of the principal object and method of this science.

The task pursued by diogeography is to investigate into the principles governing the distribution of organisms throughout three gross subdivisions of the biosphere. The accumulation of the biogeographical evidence and the achievement of synthetic generalizations on the basis of this evidence must proceed along three parallel and closely associated, but not overlapping tracks:

1. The statistical biogeography determines: the qualitative composition of the population of the Ocean, the morphological, biological, physiological and biochemical features of inhabitants of the Ocean and the separate parts of the Ocean. By grouping the inhabitants of separate regions into biomic (floristic and faunistic) complexes, it arrives to the schemes of the biomic spatial classification.

2. The typological biogeography by means of analysis of the quantitative distribution both of the entire population of the Ocean and of its constituent groups establishes the general principles and the causes of accumulation of all mass of living organisms as a whole as well as of separate groups and individual forms in the great aquatic mass of the Ocean and in different parts of the latter. The typological biogeography thus arrives to the typological spatial classification.

3. The historical biogeography investigates the genesis and the ways of formation of the Oceans flora and fauna and of their constituent parts and thus it establishes synthetic schemes of the genetic structure of the Ocean's population.

The main object of biogeography is the investigation of distribution areas of marine organisms both qualitative (biomic) and quantitative (typological), as well as of their common morphological, physiological, biological and chemical features (both specific and peculiar to higher systematical categories and, finally, to faunistic complexes).

The principal unit of the biogeographical analysis is the biomic (floristic or faunistic) complex, i. e. a group having definite characteristic both qualitative and quantitative. The composition and structure of this group remain fairly constant throughout a sufficiently extensive area.

The best description of the faunistic complexes is given in the works of Petersen, who has also elaborated the method for their registering and determination.

In dealing with typological distribution areas it should be kept in mind that every species, every higher systematical group and, finally, every biomic complex can be characterised not only in terms of qualitative distribution, but in quantitative terms as well. By summing up each particular ecological area with other areas schemes of typological spatial classification are obtained.

The limits of typological regions do not coincide with those of biomic regions.

The modern marine biogeography operates with both the qualitative and the quantitative methods.

The marine biogeography has made a great progress during two centuries of its existence. Having started in the beginning with the accumulation of the faunistic evidence and with the abstract theoretical generalizations, it has arrived at present time to the most close and extensive connection with the problems of the National Economy.

By close cooperation of theoretical investigation and the solution of practical problems the marine biogeography shall provide a basis for the economic utilization of the most abundant population of oceans and seas, and give new prospects for the rational control of the system of exploiting the animal and plant resources of the Sea.

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 3

# О БИОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИФИКЕ ФАУНИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ И ЗНАЧЕНИИ ЕЕ АНАЛИЗА ДЛЯ ЗООГЕОГРАФИИ

**Г. В. НИКОЛЬСКИЙ**

**Институт зоологии Московского государственного университета**

Зоогеография как наука возникла и развивалась как часть географии, хотя ею занимались преимущественно биологи. Это объясняется главным образом тем, что в руках биологов концентрировался необходимый фактический материал. На ранних этапах своего развития, как хорошо известно, описательная зоогеография ставила своей задачей получение характеристики фауны того или иного района. По мере накопления фактического материала в качестве первоочередной задачи выдвигается районирование — установление областей и проведение границ между ними, областей, характеризующихся специфическими особенностями качественного состава своего животного населения и соотношением отдельных форм [1]. И первая, и вторая задача относятся к области географической науки и решаются ее методами. Однако, как это хорошо показал Б. К. Штегман [12], применявшийся принцип районирования устарел. Сыграв большую роль в развитии зоогеографии, он ушел в историю и не может обеспечить дальнейшее прогрессивное развитие нашей науки. Попытка Штегмана найти новый принцип районирования привела этого исследователя в конечном итоге к вычерчиванию ареалов отдельных генетических групп фауны, а не к районированию территории.

На дальнейшем современном этапе развития зоогеографии задачи ее меняются. На первый план выдвигаются вопросы генезиса фауны, установление закономерностей ее формирования и динамики, и на основе этого понимание ее современного облика и установление дальнейших путей изменения. Эти вопросы, естественно, могут быть решены только на основании глубокого изучения животного организма и его биологических особенностей.

Многие современные зоогеографы (Гессе, Hesse [15], менее резко Экман, Ekman [13], и др.), на мой взгляд, неправильно разрывают современную зоогеографию на «экологическую» и «историческую». Этот отрыв истории вида или фауны от его современной экологии приводит часто к неправильной ориентации нашей науки. Несомненно, что современную экологическую специфику фауны мы можем понять только исходя из ее исторического развития, и ее историю мы понимаем, в первую очередь, исходя из современной экологии видов, слагающих фауну. Поэтому я не могу согласиться с В. Г. Гептнером, который, признавая,

[1] Мы должны отметить, что, по нашему мнению, районирование на основе величины биомассы животных и растений, являясь несомненно актуальной проблемой, задача не биогеографии, а скорее биогеохимии или экологии. Конечно, такое районирование должно осуществляться не по отдельным дночерпательным или планктонным пробам, а по годовой продукции. Только в этом случае мы можем получить исходный материал для районирования.

с одной стороны, необходимость синтеза «исторической» и «экологической» зоогеографии, в то же время говорит, что «переходить к объяснению [распространения] с точки зрения событий прошлого зоогеограф может только тогда, когда становится совершенно ясным, что экологических данных для объяснения все-таки недостаточно». На мой взгляд, в данной постановке вопроса мы имеем ненужное противопоставление истории фауны ее экологии, необходимость которого, как известно, отрицает и сам автор [6]. Многие зоогеографы, признавая необходимость такого синтеза истории и современной экологии фауны для объяснения современного распространения животных, на деле осуществляют этот синтез чисто формально, механически. Так, например, иллюстрируя пример такого синтеза, Экман [13] приводит значение современного прерывистого ареала морской фауны для понимания появления континентальных перемычек. Мне же представляется, что этот синтез должен итти путем понимания прошлой истории фауны (в частности условий ее существования) через современную ее экологию, а современной экологии через историю формирования. Таким образом, задачу современной зоогеографии можно сформулировать как «восстановление истории расселения (животных) как во времени, так и в пространстве» [4] и установление закономерностей динамики фауны и взаимоотношений между ее отдельными элементами, в конечном итоге определяющих современный облик фауны и те направления, по которым идут ее изменения. Таким образом, перед нами стоит задача уже не столько из области географии, сколько из области биологии. Следовательно, меняются и объект исследования и методы исследования.

Первый вопрос, который перед нами возникает, это вопрос о том, чтó является единицей нашего анализа — объектом нашего изучения. Основное условие, которому должен удовлетворять наш объект, заключается в том, что, базируясь на нем, мы могли бы решить сформулированную выше задачу. Мне представляется, что такой основной единицей современного зоогеографического анализа является фаунистический комплекс — группа видов, связанная общностью своего географического происхождения, т. е. развитием в одной географической зоне (в понимании Л. С. Берга), к условиям которой виды, слагающие комплекс, и приспособлены[2]. В результате этого процесса виды, слагающие комплекс, обладают определенной спецификой, выявив которую, мы можем восстановить те условия, в которых шло развитие комплекса. Естественно, что для этого мы должны принять вид как явление, обусловленное средой в процессе своего исторического развития, и признаки вида рассматривать как приспособление к среде.

В свою очередь, среду организма мы можем познать только через организм, ибо не может вызывать сомнения положение, что нет организма вне среды и нет среды вне организма. Таким образом, фаунистический комплекс представляет собой обусловленную историческим ходом развития группу видов, связанную между собой и с окружающей средой определенными отношениями (выход из межвидовой конкуренции, коадаптация хищника и жертвы, приспособления биологии размножения, адаптированность к определенным абиотическим факторам). При этом отношения, устанавливающиеся в процессе формирования комплекса, естественно, не остаются стабильными, а изменяются по мере развития комплекса как в результате изменения внутривидовых отношений, так и

---

[2] К нашему пониманию фаунистического комплекса близко подходит определение типа фауны, данное Штегманом [12]. Чтобы не вводить новое название, мы оставляем старый термин — «фаунистический комплекс» (Jordan, Meyers и др.). Однако это название, может быть, не совсем удачно. В. Н. Беклемишев посоветовал мне принять новый термин — «фаунистический набор», считая его более удачным. Однако я пока воздерживаюсь от введения нового названия.

под влиянием воздействия окружающей среды. На такой параллелизм в изменчивости видов, связанных общностью своего географического происхождения, указывали многие авторы (в частности для рыб это, например, отмечено Л. С. Бергом [3] и А. Н. Световидовым [10]).

Попытаемся теперь охарактеризовать те биологические особенности, которые присущи комплексу. Должен оговориться, что в дальнейшем рассмотрении я вынужден, для удобства анализа, ограничиться лишь той частью комплекса, которая состоит из рыб. Естественно, из этого не следует, что комплекс состоит из одной систематической группы. Начнем наше рассмотрение с пищевых отношений. Как я уже указывал [8], межвидовая пищевая конкуренция в пределах фаунистического комплекса в результате более или менее длительного совместного существования видов, его слагающих, оказывается ослабленной. При этом, чем стабильнее пищевые условия, в которых существует комплекс, тем более дробными пищевыми нишами обладают слагающие его виды [23, 8].

В то же время внутривидовая пищевая конкуренция становится все более и более напряженной, что приводит к интенсивной дивергенции [11], причем возникающие формы отличаются друг от друга особенностями пищевых отношений. При нестабильных кормовых условиях формы, приспособившиеся к кормам, численность которых подвержена значительным колебаниям, периодически элиминируются и разнообразие форм, слагающих комплекс, сокращается. Таким образом, чем более широкую пищевую нишу занимают виды, слагающие комплекс, тем, следовательно, в менее стабильных кормовых условиях шло их развитие, тем к большему диапазону кормов они адаптированы [8].

Поскольку формирование и развитие комплекса происходит в определенной географической зоне с специфическими кормовыми условиями, естественно, что комплекс характеризуется определенным видовым составом и численностью отдельных видов, адаптированных к определенному типу пищи и способу питания. Как видно из приведенной табл. 1, соотношение бентофагов, планктофагов и хищников в различных комплексах далеко не одинаково и определяется теми кормовыми условиями, в которых шло формирование комплекса. В частности, напряженность отношения хищник — жертва среди рыб в различных копмлексах сильно варьирует, а следовательно, в одних комплексах развитие защитных приспособлений идет более быстрым темпом, чем в других. Например, в таких комплексах, как равнинный китайский, это напряжение больше, чем в пресноводном понто-каспийском. Это приводит к тому, что плодовитость представителей первого больше, чем занимающих сходную экологическую нишу представителей второго. У представителей первого, как правило, имеются соответствующие защитные приспособления в виде шипов и колючек.

Совершенно естественно, что в фаунах различных рек отдельные комплексы представлены лишь частью биологических типов, свойственных данному комплексу (табл. 2), и для анализа специфики комплекса необходим анализ его представителей из максимального возможного числа фаун.

Соответственно характеру пищевых отношений, слагающихся в условиях определенной географической зоны, в комплексе стоит и размер, которого достигают отдельные виды, т. е. меняется характер «пирамиды животных, поедающих других животных» (Элтон, Elton [14], Никольс, Nichols [20]). Как видно из табл. 3, соотношение рыб различных размеров в отдельных комплексах далеко не одинаково. Это заметно еще более отчетливо, когда мы исследуем размеры рыб, принадлежащих к отдельным биологическим группам. Так, например, бентофаги китайского равнинного комплекса состоят главным образом из мелких форм (Gobionini; это объясняется, несомненно, тем, что бентос китайских рек состоит преимущественно из мелких представителей

Таблица 1

**Соотношение представителей различных фаунистических комплексов с различным характером питания (в процентах)**

| Фаунистический комплекс | Хищники | | Бентофаги, поедающие | | Перифитоноеды и детритоеды | Планктофаги | Растительноядные |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | засадчики | догоняющие | эпифауну | инфауну | | | |
| Бореальный предгорный (хариус, речной гольян, подкаменщик, голец и др.) | — | — | 78 | 22 | — | — | — |
| Бореальный равнинный (щука, карась, окунь, ёрш, плотва и др.) | 8 | — | 46 | 38 | 8 | — | — |
| Арктический пресноводный (сиги, нельма, лосось, гольцы (Salvelinus), налим и др.) | 14 | 39 | 28 | 5 | — | 14 | — |
| Третичный равнинный пресноводный (сом, сазан, вьюн, Huso и мн. др.) | 17 | 17 | 29 | 28 | 9 | — | — |
| Понтокаспийский пресноводный (лещи, красноперка, жерех, уклея, чоп и др.) | — | 19 | 23 | 27 | 4 | 19 | 8 |
| Понтокаспийский морской (сельди, бычки, морской судак и др.) | — | — | 50 | — | — | 50 | — |
| Арктический морской (рогатка, камбалы, колюшка и др.) | — | — | 60 | — | — | 40 | — |
| Переднеазиатский (храмуля, гольцы, быстрянки и др.) | — | — | 64 | 14 | 22 | — | — |
| Нагорноазиатский (маринки, османы, гольцы и др.) | — | — | 80 | — | 20 | — | — |
| Туркестанский равнинный (лопатоносы, щуковидный жерех, остролучка, гольцы и др.) | 17 | 17 | — | 50 | 16 | — | — |
| Индо-африканский (змееголов, касатки и др.) | 25 | — | 50 | 25 | — | — | — |
| Китайский равнинный (верхогляд, востробрюшка, пескари, колючий горчак, желтощек, амур, китайский окунь и др.). | — | 16 | 19 | 37 | 12 | 10 | 6 |

инфауны. Таким образом, и морфофизиологические особенности видов, слагающих комплекс, являются приспособлениями к условиям, в которых комплекс образовывался.

Так, если мы посмотрим на характер окраски рыб, принадлежащих к определенному фаунистическому комплексу, то мы увидим, что виды, его слагающие, оказываются адаптированными к условиям определенной зоны, и соотношение видов с определенным типом окраски и другими морфологическими особенностями в составе комплекса до известной степени может характеризовать распространенность того или иного биотопа в зоне, где шло формирование того или иного комплекса (табл. 4). То же самое можно сказать и в отношении адаптированности видов к тому или иному кислородному режиму; соотношение рыб, приспособленных к различному количеству кислорода, позволяет восстановить характер кислородного режима водоемов, где шло формирование комплекса (табл. 5).

Виды, слагающие фаунистический комплекс, обладают и специфическими особенностями в биологии размножения, являющимися результатом адаптации к определенным условиям. Как видно из приводимых данных, переданных мне по моей просьбе С. Г. Крыжановским, каждый фаунистический комплекс характеризуется своим соотношением видов с различной биологией размножения, и эта специфика опять-таки определяется теми условиями, в которых комплекс формировался (табл. 6 и 7

Таблица 2

**Соотношение представителей различных фаунистических комплексов с различным характером питания в бассейнах некоторых рек (в процентах)**

| Фаунистический комплекс | Бассейн рек | Хищники | | Бентофаги, поедающие | | Перифитоноеды и детритоеды | Планктофаги | Растительноядные |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | засадчики | догоняющие | эпифауну | инфауну | | | |
| Бореальный предгорный | Амур | — | — | 88 | 12 | — | — | — |
| | Волга | — | — | 75 | 25 | — | — | — |
| | Печора | — | — | 75 | 25 | — | — | — |
| Бореальный равнинный | Амур | — | — | 40 | 40 | 20 | — | — |
| | Волга | 9 | — | 45 | 37 | 9 | — | — |
| | Печора | 13 | — | 50 | 37 | — | — | — |
| | Аму-дарья | 20 | — | 40 | 40 | — | — | — |
| Арктический пресноводный | Амур | 14 | 28 | 58 | — | — | — | — |
| | Волга | 20 | 40 | — | — | — | 40 | — |
| | Печора | 12 | 40 | 24 | 12 | — | 12 | — |
| | Аму-дарья | — | 100 | — | — | — | — | — |
| Третичный равнинный пресноводный | Амур | 8 | 25 | 34 | 25 | 8 | — | — |
| | Волга | 10 | 10 | 50 | 20 | 10 | — | — |
| | Аму-дарья | 33 | — | — | 67 | — | — | — |
| | Мургаб | 33 | — | — | 67 | — | — | — |
| Понтокаспийский пресноводный | Волга | — | 19 | 25 | 25 | 6 | 19 | 6 |
| | Печора | — | — | — | 100 | — | — | — |
| | Аму-дарья | — | 22 | 22 | 22 | — | 22 | 12 |
| Понтокаспийский морской | Волга | — | — | 50 | — | — | 50 | — |
| Арктический морской | Печора | — | — | 60 | — | — | 40 | — |
| Переднеазиатский | Аму-дарья | — | — | 66 | 17 | 17 | — | — |
| | Мургаб | — | — | 63 | 12 | 25 | — | — |
| Нагорноазиатский | Аму-дарья | — | — | 75 | — | 25 | — | — |
| | Мургаб | — | — | 100 | — | — | — | — |
| Туркестанский равнинный | Аму-дарья | 17 | 17 | — | 50 | 16 | — | — |
| Индо-африканский | Амур | 25 | — | 50 | 25 | — | — | — |
| Китайский равнинный | Амур | — | 16 | 19 | 37 | 12 | 10 | 6 |

Так, в состав китайского равнинного комплекса входят рыбы, откладывающие палагическую икру и откладывающие икру в моллюсков. Оба эти способа прекрасно обеспечивают развитие икры при том своеобразном паводковом режиме, какой свойственен рекам Китая. В состав понтокаспийского комплекса входят виды, нерестующие главным образом на вегетирующей растительности (лещ, красноперка, уклея, линь и др.). Этот способ размножения наиболее хорошо обеспечивал воспроизводство поголовья стада в условиях формирования комплекса. Представители бореального равнинного комплекса нерестуют также на растительности, но не только, или, вернее, не столько на вегетирующей, сколько на прошлогоднем растительном мусоре. Специфика размножения не ограничивается только нерестовым субстратом, она захватывает все стороны этого процесса. Как мы указывали выше, плодовитость и наличие охраны гнезда также специфичны для отдельных комплексов. Специфичным является и характер развития икры, адаптированной к определенным географическим условиям.

Все сказанное, как мне кажется, с наглядностью показывает, что виды, слагающие фаунистический комплекс, потому и связаны биологически друг с другом, что они обладают определенной обусловленной исторически морфобиологической спецификой. Однако динамика географических условий столь значительна, что обычно фауна большинства районов, в том числе ихтиофауна бассейнов отдельных рек (табл. 8), слагается из

Таблица 3

**Соотношение рыб различной длины в фаунистических комплексах (в процентах)**

| Фаунистический комплекс | До 10 см | 10—20 см | 20—50 см | 50 см—1 м | 1—2 м | 2—3 м | Более 3 м |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Бореальный предгорный | 22 | 50 | 28 | — | — | — | — |
| Бореальный равнинный | — | 19 | 70 | 4 | 7 | — | — |
| Арктический пресноводный | — | — | 33 | 48 | 19 | — | — |
| Третичный равнинный пресноводный | 7 | 21 | 11 | 21 | 7 | 14 | 19 |
| Понтокаспийский пресноводный | 4 | 4 | 44 | 36 | 12 | — | — |
| Понтокаспийский морской | 33 | 34 | 33 | — | — | — | — |
| Арктический морской | 20 | — | 80 | — | — | — | — |
| Переднеазиатский | 54 | 8 | 38 | — | — | — | — |
| Нагорноазиатский | 20 | 20 | 20 | 40 | — | — | — |
| Китайский равнинный | 23 | 23 | 23 | 29 | 2 | — | — |
| Туркестанский | 16 | 28 | 28 | 28 | — | — | — |
| Индо-африканский | — | — | 82 | 18 | — | — | — |

Таблица 4

**Некоторые морфобиологические особенности представителей различных фаунистических комплексов (в процентах)**

| Фаунистический комплекс | Окраска | | | Наличие защитных приспособлений | Чешуя | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | донная | пелагическая | зарослевая | | крупная (менее 80 штук в боковой лин.) | мелкая или отсутствует |
| Бореальный предгорный | 100 | — | — | 20 | — | 100 |
| Бореальный равнинный | 21 | 43 | 36 | 48 | 83 | 17 |
| Арктический пресноводный | 29 | 71 | — | — | — | 100 |
| Третичный равнинный | 42 | 37 | 21 | 53 | 53 | 47 |
| Понтокаспийский пресноводный | 4 | 92 | 4 | 22 | 92 | 8 |
| Понтокаспийский морской | 47 | 38 | 15 | 62 | 92 | 8 |
| Арктический морской | 80 | 20 | — | 60 | — | 100 |
| Переднеазиатский | 50 | 35 | 15 | 29 | 50 | 50 |
| Нагорноазиатский | 100 | — | — | 35 | — | 100 |
| Туркестанский равнинный | 65 | 35 | — | 50 | 35 | 65 |
| Индо-африканский | — | — | 100 | 80 | 20 | 80 |
| Китайский равнинный | 27 | 70 | 3 | 70 | 94 | 6 |

представителей различных комплексов. Пожалуй, среди рек нашей страны только ихтиофауна некоторых рек центральной Азии состоит сейчас из представителей одного фаунистического комплекса.

Поскольку представители фаунистического комплекса адаптированы к определенным географическим условиям, то, заселяя новый водоем, они занимают прежде всего обычно те его станции, к которым они наиболее приспособлены. Это может затрудняться в том случае, если эти станции

Таблица 5

**Биологические особенности видов, принадлежащих к разным фаунистическим комплексам (в процентах)**

| Фаунистический комплекс | Приспособления к насыщению воды кислородом | | | Температура нереста | Срок нереста |
|---|---|---|---|---|---|
| | к высокому | к среднему | к малому | | |
| Бореальный предгорный | 72 | 28 | — | низкая | весна |
| Бореальный равнинный | — | 75 | 25 | низкая | весна |
| Арктический пресноводный | 96 | 4 | — | низкая | осень |
| Третичный равнинный | — | 65 | 35 | высокая | весна |
| Понтокаспийский пресноводный | — | 100 | — | высокая | весна |
| Понтокаспийский морской | — | 100 | — | высокая | весна |
| Арктический морской | — | 100 | — | низкая | лето осень |
| Переднеазиатский | 21 | 65 | 14 | высокая | весна |
| Нагорноазиатский | 40 | 60 | — | ? | весна |
| Туркестанский равнинный | 85 | 15 | — | высокая | весна |
| Индо-африканский | — | — | 100 | высокая | лето |
| Китайский равнинный | 9 | 85 | 6 | высокая | лето |

Таблица 6

**Соотношение рыб с различной биологией размножения в некоторых фаунистических комплексах (в процентах)**

| Фаунистический комплекс | Не охраняют | | | | Прячут | | Охраняют | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | литофилы | фитофилы | пелагофилы | псаммофилы | остракофилы | литофилы | литофилы | фитофилы | гнездующие |
| Бореальный предгорный | 37 | — | — | 21 | — | 21 | 21 | — | — |
| Бореальный равнинный | — | 87* | — | 13 | — | — | — | — | — |
| Арктический пресноводный | 40 | — | 15 | — | — | 45 | — | — | — |
| Третичный равнинный пресноводный | 36 | 30** | — | 17 | 7 | — | — | 10 | — |
| Понтокаспийский пресноводный | 43 | 43** | 14 | — | — | — | — | — | — |
| Понтокаспийский морской | — | — | 34 | — | — | — | 50 | — | 16 |
| Арктический морской | — | — | 60 | — | — | — | 20 | — | 20 |
| Переднеазиатский | 56 | 30 | — | 14 | — | — | — | — | — |
| Нагорноазиатский | 100 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Туркестанский равнинный | 48 | 16 | — | 36 | — | — | — | — | — |
| Индо-африканский | — | — | — | — | — | — | — | 50 | 50 |
| Китайский равнинный | — | — | 88 | — | 12 | — | — | — | — |

* На растительном мусоре.
** На вегетирующей растительности.

населены уже представителями другого комплекса, занимающими сходные биологические ниши. О том, насколько новые условия соответствуют биологическим особенностям представителей данного комплекса, можно судить по характеру динамики их численности и их биологических показателей.

Так, например, из представителей «верхнетретичного» равнинного комплекса, заселивших воды Амура, многие, будучи связаны при размно-

Таблица 7

**Соотношение представителей различных фаунистических комплексов с различной биологией размножения в бассейне некоторых рек (в процентах)**

| Фаунистический комплекс | Бассейн рек | Не охраняют: литофилы | Не охраняют: фитофилы | Не охраняют: пелагофилы | Не охраняют: псаммофилы | Прячут: остракофилы | Прячут: литофилы | Охраняют: литофилы | Охраняют: фитофилы | Охраняют: гнездующие |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Бореальный предгорный | Амур | 50 | — | — | 16 | — | 16 | 18 | — | — |
| | Волга | 25 | — | — | 25 | — | 25 | 25 | — | — |
| | Печора | 25 | — | — | 25 | — | 25 | 25 | — | — |
| Бореальный равнинный | Амур | — | 75 | — | 25 | — | — | — | — | — |
| | Волга | — | 92 | — | 8 | — | — | — | — | — |
| | Печора | — | 90 | — | 10 | — | — | — | — | — |
| | Аму-дарья | — | 90 | — | 10 | — | — | — | — | — |
| Арктический пресноводный | Амур | 28 | — | 14 | — | — | 58 | — | — | — |
| | Волга | 60 | — | 20 | — | — | 20 | — | — | — |
| | Печора | 50 | — | 15 | — | — | 35 | — | — | — |
| | Аму-дарья | — | — | — | — | — | 100 | — | — | — |
| Третичный равнинный пресноводный | Амур | 38 | 30 | — | 24 | 8 | — | — | — | — |
| | Волга | 46 | 18 | — | 18 | 9 | — | — | 9 | — |
| | Аму-дарья | 33 | 34 | — | — | — | — | — | 33 | — |
| | Мургаб | — | 50 | — | — | — | — | — | 50 | — |
| Понтокаспийский пресноводный | Волга | 42 | 45 | 13 | — | — | — | — | — | — |
| | Печора | — | 100 | — | — | — | — | — | — | — |
| | Аму-дарья | 38 | 38 | 24 | — | — | — | — | — | — |
| Понтокаспийский морской | Волга | — | — | 34 | — | — | — | 50 | — | 16 |
| Арктический морской | Печора | — | — | 60 | — | — | — | 20 | — | 20 |
| Переднеазиатский | Аму-дарья | 56 | 30 | — | 14 | — | — | — | — | — |
| | Мургаб | 56 | 30 | — | 14 | — | — | — | — | — |
| Нагорноазиатский | Аму-дарья | 100 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | Мургаб | 100 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Туркестанский равнинный | Аму-дарья | 48 | 16 | — | 36 | — | — | — | — | — |
| Индо-африканский | Амур | — | — | — | — | — | — | — | 50 | 50 |
| Китайский равнинный | Амур | — | — | 88 | 12 | — | — | — | — | — |

Таблица 8

**Соотношение представителей отдельных фаунистических комплексов в фауне различных речных бассейнов (в процентах)**

| Реки | Арктический пресноводный | Бореальный предгорный | Бореальный равнинный | Третичный равнинный | Понтокаспийский пресноводный | Понтокаспийский морской | Арктический морской | Переднеазиатский равнинный | Китайский равнинный | Индокитайский | Туркестанский равнинн. | Нагорноазиатский |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Печора | 30 | 15 | 30 | — | 4 | — | 21 | — | — | — | — | — |
| Волга | 8 | 7 | 17 | 17 | 29 | 22 | — | — | — | — | — | — |
| Аму-дарья | 3 | — | 14 | 8 | 24 | 3 | — | 13 | — | — | 24 | 11 |
| Мургаб | — | — | — | 25 | — | — | — | 63 | — | — | — | 12 |
| Амур | 9 | 8 | 7 | 16 | — | — | 7 | — | 46 | 7 | — | — |

жении с растительным субстратом, в маловодные годы не имеют подходящих условий для нереста; часто при низком стоянии уровня, в результате крайне малой эффективности нереста, у них происходит почти полное выпадение поколений этих лет.

В отличие от этого комплекса, у представителей китайского равнинного комплекса, адаптированных в своем размножении к сильным летним колебаниям уровня в Амуре, условия нереста благоприятны и в маловодные и в многоводные годы, и таких резких колебаний урожайности в различные годы мы не наблюдаем.

Расширяя свой ареал распространения, виды, слагающие тот или иной фаунистический комплекс, проникают в смежные области, тем самым вступая в соприкосновение с другими фаунистическими комплексами. Этот процесс расселения, который идет и при стабильных физико-географических условиях, значительно ускоряется при изменении таковых, причем естественно, что при этом происходит вытеснение представителями одного фаунистического комплекса представителей другого, занимающих сходные экологические ниши. Тот комплекс, условия существования которого отклоняются от тех, к которым виды, его слагающие, адаптированы, обычно сокращает численность своих видов и ареал, а тот, для которого условия остаются стабильными, расширяет свой ареал, и численность слагающих его видов увеличивается. Этот процесс может быть обратимым и необратимым. Обратимые изменения пищевых отношений проанализированы мною [8] на примере отношений представителей бореального предгорного и бореального равнинного комплексов в верхней Печоре.

С необратимыми изменениями мы сталкиваемся при анализе динамики состава фауны в течение геологической истории Земли.

В результате адаптации к новым условиям, в том числе в результате выхода из межвидовой конкуренции, как путем вытеснения одного вида другим, так и путем специализации (раздробления) ниш, происходит формирование нового фаунистического комплекса, возникающего путем перестройки старых комплексов в новых условиях. Таким образом, фаунистический комплекс не есть нечто стабильное, а представляет собой непрерывно развивающуюся, обусловленную исторически систему, возникающую в результате перестройки старых комплексов в новых условиях. Таким образом, чем более длительное время существует фауна в стабильных условиях, тем более сглаживаются противоречия между представителями отдельных комплексов, тем ближе мы подходим к формированию нового комплекса. Таким образом, будучи (так же, как и виды, его слагающие) стабильным в данный момент, комплекс, в своем развитии в результате соединения с другими комплексами и внутренней перестройки, превращается в новый комплекс, обладающий уже своей спецификой. Чем моложе фауна, тем острее в ней сказываются противоречия между видами отдельных комплексов. Так например, в реках нашего Севера (Печоре и др.) или в Великих озерах Северной Америки [21], где фауна очень молода, эти противоречия значительно более остры, чем в более «древних» фаунах, как, например, фауна рек Понтокаспия.

Мы рассмотрели наши положения на рыбах, но, как известно, фаунистический комплекс слагается из животных различных групп, связанных и с определенными растительными комплексами, для которых специфичным является и ряд отношений (паразит — хозяин и др.) сверх рассмотренных нами.

Пользуясь данными, получаемыми в результате анализа биологической специфики представителей фаунистических комплексов, мне думается, биолог может дать географу весьма ценный материал для характеристики тех географических условий, в которых шло формирование фаунистического комплекса, и помочь в восстановлении палеогеографических условий четвертичного времени.

Кратко все изложенное может быть сформулировано следующим образом.

1. Основная задача современной зоогеографии есть анализ генетического состава фауны, т. е. выявление тех фаунистических комплексов, которые слагают фауну, истории их формирования, путей расселения и взаимоотношений с другими комплексами.

2. Зоогеографическое районирование — в значительной степени пройденный этап в развитии зоогеографии, ибо выделение крупных областей уже в основном закончено, а разделение на очень мелкие зоогеографические районы, учитывая значительную динамику фауны, вряд ли целесообразно.

3. Единицей современного зоогеографического исследования должен быть фаунистический комплекс — группа видов, связанная общностью своего географического происхождения, т. е. развитием в одной географической зоне, к условиям которой виды, слагающие комплекс, и приспособлены.

4. Критерием для отнесения вида к тому или другому фаунистическому комплексу, кроме характера ареала, служит его экологическая характеристика, т. е. отношения как к абиотической, так и к биотической среде, которые неразрывно связаны друг с другом и являются следствием адаптации к жизни в определенной географической зоне.

5. Отношения к биотическим факторам у видов, принадлежащих к одному фаунистическому комплексу, подчинены определенным закономерностям. Именно в результате расхождения пищевых спектров межвидовая пищевая конкуренция в пределах комплекса ослаблена; также имеет место определенная коадаптация между хищником и жертвой, стабилизирующая их динамику численности.

6. Характер размножения видов, относящихся к данному фаунистическому комплексу, есть результат адаптации к условиям определенной географической зоны и к хищникам данного комплекса.

7. Заселяя новый бассейн, представители данного фаунистического комплекса занимают ту его часть, которая наиболее близка по своим условиям к зоне, в которой шло формирование комплекса.

8. Межвидовая конкуренция в пределах фауны идет в первую очередь между представителями различных фаунистических комплексов, занимающими сходные ниши.

9. В итоге адаптации к новым условиям, в том числе выхода из межвидовой конкуренции, происходит формирование нового фаунистического комплекса путем перестройки старых комплексов в новых условиях.

10. Анализ биологической специфики представителей отдельных фаунистических комплексов дает материал для восстановления палеогеографических условий.

**Литература**

1. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, т. I, 1932; т. II, 1933.— 2. Берг Л. С., О периодичности в размножении и распространении рыб, Сб. «Академику Вернадскому», 1936.— 3. Берг Л. С., Экологические параллели между миногами и лососевыми, ДАН СССР, т. III, № 2, 1935.— 4. Бобринский Н. А., Зенкевич Л. А. и Бирштейн Я. А., География животных, 1946.— 5. Васнецов В. В., Экологические корреляции, Зоологический журнал, № 4, 1938.— 6. Гептнер В. Г., Общая зоогеография, 1936.— 7. Дарвин Ч., Происхождение видов, 1859.— 8. Никольский Г. В., О пищевых отношениях пресноводных рыб и их динамике во времени и пространстве, Изв. АН СССР, серия биологическая, № 1, 1947.— 9. Никольский Г. В., Громчевская Н. А., Морозова Г. И. и Пикулева В. А., Рыбы бассейна Верхней Печоры, Изд. Моск. о-ва испыт. прир., 1947.— 10. Световидов А. Н., О чертах сходства и различия в распространении, экологии и некоторых других особенностях между треской и океанической сельдью,

Зоологический журнал, № 4, 1944.— 11. Шмальгаузен И. И., Факторы эволюции, 1946.— 12. Штегман Б. К., Основы орнитогеографического деления палеарктики, Фауна СССР, т. I, вып. 2, 1938.— 13. Ekman S., Tiergeographie des Meeres, 1935.— 14. Elton C., Animal ecology, 1927.— 15. Hesse R., Tiergeographie auf ökologischer Grundlage, 1924.—16. Hubbs C. L., Speciation of fishes, Amer. Nat., LXXIV, 1940.— 17. Hubbs C. L., The relation of hydrological conditions to speciation in fishes, «A symposium on hydrobiology», 1941.— 18. Meyers G. S., Fresh-water fishes and West Indian zoogeography, Smitsonian Report for 1937, 1938.— 19. Nichols J. T., Remarks on size in fishes, Marine Life Occasional Papers, vol. I, No. 2, 1944.—20. Radforth J., Some considerations on the distribution of fishes in Ontario, Contr. Royal Ontario Museum of Zoology, No. 25, 1944.— 21. Worthington E. B., On the evolution of fish on the great lakes of Africa, Intern. Revue Hydrob. and Hydrograph., 1937.— 22. Worthington E. B., Geographical differentiation in fresh water with special reference to fish, The New Systematics, 1940.

# ON BIOLOGICAL PECULIARITIES OF FAUNISTIC COMPLEXES AND ON THE VALUE OF THEIR ANALYSIS FOR ZOOGEOGRAPHY

GEORGE NIKOLSKY

Institute of Zoology of the State University of Moscow

## Summary

On the ground of an inquiry into the ichthyofauna of several river basins and biological analyses of the members of faunistic groups the author draws the following conclusions.

1. The main task of the modern Zoogeography consists in analysing the genesis of a fauna's composition, i. e. in elucidating the faunistic complexes which make up a fauna, the history of their origin, their distributional ways and interrelations with other complexes. In fact it is necessary to understand the causes determining the present aspect of a fauna and to establish the regularities to which those alterations are submitted.

2. A zoogeographical division into definite regions is a stage which belongs chiefly to the past, being now nearly completed with regard to large areas.

3. The unit of a recent zoogeographical investigation should be a faunistic complex or a group of species connected by a common geographical origin. i. e. by the development in the same geographical zones to the conditions of which the members of the complex are adapted.

4. The criterion on the ground of which a certain species is referable to one or another faunistic complex besides the character of a distribution area is its ecological specificity, i. e. its relation to both abiotic and biotic media which are closely connected with each other, being both a sequence of the adaptation to life in a definite geographical zone.

5. The interrelations between biotic factors and species belonging to the same faunistic complex show definite regularities. It is as a result of a divergence in food composition that an interspecific food competition became lessened within a complex. Moreover, a definite adaptation between predator and prey determining the dynamics of population of both, is seen to take place.

6. The method of propagation in species relating to a certain faunistic complex is a result of adaptation to the conditions of a definite geographical zone as well as to predators of the given complex.

7. In populating a new basin the members of a faunistic complex occupy its part the conditions of which approach most the zone where the formation of the complex has proceeded.

8. An interspecific competition within a fauna proceeds first among the members of various faunistic complexes occupying similar niches.

9. As a result of adaptation to new conditions, the coming out of specific competition being one of them, there takes place the formation of a new faunistic complex by means of a reconstruction of the old ones under new conditions.

10. An analysis of biological peculiarities in the members of separate faunistic complexes gives material for restoring paleogeographical conditions mostly of the quarternary time.

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 3

# ИЗУЧЕНИЕ ЕСТЕСТВЕННОГО МУТАЦИОННОГО ПРОЦЕССА

## IV. КОМПЛЕКСНАЯ ПРИРОДА СПОНТАННОГО МУТИРОВАНИЯ DROSOPHILA MELANOGASTER

Н. И. ШАПИРО

Лаборатория генетики Института зоологии Московского государственного университета

За последние годы нами был проведен ряд исследований, посвященных выявлению основных закономерностей хода естественного мутационного процесса у D. melanogaster [19, 20, 21, 22, 23, 24, 8]. Независимо в это же время закономерности спонтанного мутирования явились предметом изучения ряда других авторов [5, 6, 17, 15, 14, 3, 26, 37, 45, 46, 49, 54, 55, 56, 62 и др.].

К настоящему времени накопился значительный материал, в первую очередь касающийся темпа спонтанного мутирования. Мы считаем вполне своевременным подвергнуть этот материал критическому рассмотрению в целях познания механизма возникновения спонтанных мутаций.

Может быть, наиболее характерным для накопленного материала является его противоречивость. Сплошь и рядом данные, полученные одним автором, не находят себе подтверждения в фактическом материале другого или других авторов. Вместе с тем чрезвычайная простота, однотипность и объективность используемой для определения темпа мутирования методики (так называемый метод *ClB)*, а также квалификация авторов не оставляют сомнения, что наблюдаемые противоречия не есть результат ошибок эксперимента. Наблюдаемые противоречия касаются самых основных характеристик изучаемого процесса. Но, как нам кажется, именно эта противоречивость, вернее ее характер, является ключом к пониманию механизма естественного мутационного процесса. Для того чтобы подойти к рассмотрению этого механизма, нам будет необходимо прежде всего, хотя бы кратко, разобрать противоречивость фактических данных, полученных при изучении таких вопросов, как 1) суммарный темп мутирования, 2) темп мутирования у самок и самцов, 3) темп мутирования на разных стадиях гаметогенеза, 4) роль фактора времени в спонтанном мутационном процессе.

Начнем наше рассмотрение с суммарного темпа мутирования. Он устанавливается путем изучения частоты возникновения летальных мутаций и характеризует как бы среднюю мутабильность генома в целом. Многочисленные работы, проведенные в этом направлении, привели к выявлению линий как с низким темпом мутирования, так и высокомутабильных. В низкомутабильных линиях за одно поколение возникает примерно 0,10% летальных мутаций в половой хромосоме, тогда как в высокомутабильных этот процент может быть увеличенным во много раз (Демерек, Demerec [37]). В настоящее время известна как бы вся гамма переходов от низкомутабильных до высокомутабильных линий. Правда, большинство изученных диких и лабораторных линий дрозофилы оказалось принадлежащим к типу редкомутирующих, и относительно малое количество обнаружило высокий темп мутирования.

Сравнивая мутации, возникающие в высокомутабильных и низкомутабильных линиях, можно видеть, что те же самые гены в одних случаях ведут себя как лабильные, а в других — как стабильные (например нормальный аллель гена *yellow* у D. melanogaster и др.). Иными словами, высокая мутабильность линий определяется в ряде случаев не наличием в них особо лабильных аллелей, а наличием специфических внутриклеточных или внутриядерных условий. Эти условия, как показал ряд исследований, определяются особыми генами (Тиняков [17], Демерек [3] и др.), названными нами мутаторами (Игнатьев и Шапиро [7]). Так, например, Демерек описал рецессивный ген (мутатор), находящийся во второй хромосоме D. melanogaster и повышающий мутабильность всего генома. При отсутствии гена мутатора в линии возникало за одно поколение 0,074% летальных, сцепленных с полом мутаций, тогда как в его присутствии темп мутирования достигал 1,09%, т. е. становился примерно в 13 раз большим. Аналогичные случаи были обнаружены не только у дрозофилы, но и у других объектов, как, например, у кукурузы (Бидль, Beadle [27], Родс, Rhoades [57, 58]). Установление подобного рода фактов указывает на наличие несомненного противоречия. С одной стороны, как показали многочисленные исследования, гены являются стойкими образованиями, весьма трудно изменяемыми внешними воздействиями, с другой — изменения внутриклеточных условий под влиянием одного гена приводит к резкому усилению мутабильности либо всего генома в целом (Тиняков [17], Демерек [37], Валадарес, Valadares [65, 66] и др.), либо отдельных генов (Родс [57] и др.). Таково первое противоречие.

Обращая внимание на работы по установлению темпа спонтанного мутирования у самок и самцов. D. melanogaster, мы и здесь находим противоречивость в результатах, правда уже другого характера. Нами (Шапиро и Волкова [23]), а позже Айвесом (Ives [45]) на большом материале было показано, что частота мутирования обоих полов примерно одинакова. Аналогичный вывод мы делаем из рассмотрения контрольных серий в экспериментах Бухмана и Тимофеева-Ресовского (Bychman u. Timoféff-Ressovsky [32, 33]) по влиянию повышенной температуры на мутационный процесс у самок и самцов D. melanogaster. В то же время другие исследователи нашли, что самцы мутируют чаще, чем самки. Так, Ауэрбах (Auerbach [26]) обнаружила, что самцы мутируют примерно в девять раз чаще, чем самки. Несколько меньшее различие, но уже с превышением мутабильности у самок, выявлено Тиняковым [18], показавшим, что в исследованной им одной высокомутабильной линии D. melanogaster самки мутируют в шесть раз чаще, чем самцы. До настоящего времени причина различия результатов исследований оставалась невыясненной.

С третьим противоречием мы встречаемся при рассмотрении материалов по частоте спонтанного мутирования на разных стадиях гаметогенеза. Как показано нами (Шапиро [24]), частота возникновения мутаций на всех стадиях гаметогенеза примерно одинакова. Наблюдавшаяся ранее разными авторами (Нейгауз [13], Бриджес, Bridges [28], Мёллер, Muller, [50] и др.) меньшая частота появления так называемых «пучковых» мутаций, т. е. группы идентичных мутаций в потомстве одной особи (показатель возникновения мутаций на ранней стадии гаметогенеза), по сравнению с «единичными» мутациями (показатель возникновения изменения на стадии сперматозоида или близкой к ней) определяется причинами, прямым образом не связанными с мутационным темпом. Вместе с тем, согласно данным ряда авторов (Демерек [37], Мампель, Mampell [49] и др.), мутационный темп на ранних стадиях гаметогенеза не только не ниже или равен, а даже выше, чем

на поздних. В этих исследованиях численность «пучковых» мутаций превышает численность «единичных». Так, Демерек показал, что в изученной им линии «Florida» наиболее часто мутации возникают между девятым и шестнадцатым делениями половых клеток самца.

Наконец, противоречивы фактические материалы, касающиеся роли фактора времени в спонтанном мутационном процессе. Тимофеев-Ресовский [61] первый дал экспериментальное доказательство того положения, что мутации возникают в половых клетках D. melanogaster пропорционально длительности жизни последних. Им была исследована частота возникновения мутаций у молодых, только что вылупившихся самцов и у самцов в возрасте 20 дней. В первом случае возникло 0,102% сцепленных с полом летальных мутаций, тогда как во втором — 0,243%. Позже эти факты были подтверждены с использованием несколько иной методики (длительное хранение сперматозоидов в сперматеках самок) нами (Шапиро [19]) и независимо Сахаровым [15]. Совсем недавно о получении аналогичных результатов сообщил Кауфман (Kaufman [46]). Вместе с тем, согласно материалам, представленным Зуйтиным и Павловец [6] и Оленовым [14], эта зависимость в их экспериментах не имела места.

Таковы основные противоречия, выявившиеся при изучении закономерностей естественного мутационного процесса у D. melanogaster. Как уже указывалось, мы считаем совершенно исключенным, что эти противоречия являются следствием погрешностей в экспериментах. При ближайшем рассмотрении вся противоречивость имеющихся фактических данных может быть понята, как нам кажется, исходя из представления о комплексном, сложном механизме спонтанного мутирования. Больше того, исходя из этого представления, наличие таких противоречий должно было быть предсказано заранее. Действительно, каков возможный механизм возникновения спонтанных мутаций? Исходя из априорных соображений и фактических данных, мы можем наметить три основных пути их возникновения[1]: 1) внутримолекулярные изменения гена, 2) отклонения от точного воспроизведения родительского гена при делении клеток, 3) неравный кроссинговер и различные хромосомные нарушения, как следствие анормальной конъюгации хромосом.

Реальность первого из указанных путей возникновения мутаций прежде всего вытекает из данных по рентгеногенетике. Представление о гене как об одной белковой молекуле или небольшом их числе, а также представление о мутации как мономолекулярной реакции хорошо согласуется с данными, полученными при воздействии рентгеновских лучей на мутационный процесс. Следующие данные рентгеногенетики являются в этом отношении важнейшими: а) наличие линейной зависимости темпа мутирования от дозы облучения; б) независимость конечного эффекта от способа подачи энергии (фракционирование, пролонгирование и т. д.), в) независимость конечного эффекта от различия в длинах волн внутри рентгеновского спектра, а зависимость его только от дозы облучения, выраженной в единицах ионизации.

Все это делает вполне законным представление о мутации как о мономолекулярном процессе. В одних случаях (например при воздействии рентгеновскими лучами) эта реакция обусловлена ионизацией,

---

[1] Здесь мы особо оговариваем, что хотя в статье речь идет о мутациях вообще, но все же нужно иметь в виду, что предметом непосредственного экспериментального изучения были летали. Несмотря на то, что имеется много общего в природе летальных и нелетальных изменений, не исключена возможность некоторой специфики в механизме возникновения каждой из этих категорий мутаций. В частности это нужно иметь в виду при рассмотрении основных путей возникновения мутаций. Перечисляемые нами пути имеют в виду в первую очередь летальные изменения.

в других (например при температурных воздействиях) — перестановкой атомов внутри молекулы гена. Теоретический анализ этого пути возникновения спонтанных мутаций дан Тимофеевым-Ресовским, Циммером и Дельбрюком (Timoféeff-Ressovsky, Zimmer u. Delbrück [64], и нам нет оснований останавливаться на нем здесь подробнее.

Второй из указанных нами возможных путей возникновения мутаций неоднократно был отмечаем рядом авторов, из которых упомянем Демерека [34], Холдена (Haldane [44]) и Кольцова [47]. Действительно, исходя из априорных соображений, есть все основания считать, что при «делении» генонемы, т. е. при образовании новых генов, возможны в отдельных случаях отклонения от точного воспроизведения родительской структуры. Эти изменения должны улавливаться как мутации. Ряд фактических данных, накопленных в генетике, подтверждает эти теоретические представления. Одно из таких доказательств было дано Демереком [34] при анализе мутирования нестойкого гена у Delphinium ajacis. В этом случае удалось показать, что ген розовой окраски («rose-alpha gene») мутирует к своему дикому типу (пурпуровая окраска) только в момент деления хромосомы. Аналогичная связь между делением хромосомы и возникновением мутации была показана так же при изучении мутабильности нестойкого гена у Portulaca grandiflora (Фаберже и Биль, Fabergé a. Beale [41]. К сожалению, фактические доказательства подобного рода пока весьма малочисленны и ограничиваются лишь мутабильными генами. Последнее вполне понятно, так как установление такого типа закономерностей на примере редко мутирующих генов практически невозможно из-за необходимости анализа огромного по численности материала. Вместе с тем рассмотрение данных по мутабильным генам мы считаем вполне правомощным, хотя бы уже по одному тому, что, как нами указывалось, один и тот же ген в одних условиях ведет себя как стабильный, тогда как в других — как лабильный (Родс [57]). Другими словами, структуры стабильных и лабильных генов принципиально неразличимы.

Третий из возможных механизмов возникновения спонтанных мутаций находит в последнее время все большее и большее подтверждение. Прежде всего об этом говорит цитогенетический анализ ряда спонтанно возникших мутаций. Еще в 1925 г. Стёртевант (Sturtevant [59]) указал на наличие неравного кроссинговера в половой хромосоме D. melanogaster, приводящего к возникновению обратной мутации *Bar* (полосковидные глаза) и появлению так называемого *double-Bar*. Дальнейший цитологический анализ этого случая методом Пайнтера показал, что здесь мы имеем дупликацию шести дисков в половой хромосоме (Дубинин и Волотов [4], Мёллер, Прокофьева и Косиков [11], Бриджес [30]). Само появление дуплицированного участка легче всего представить себе как следствие конъюгации хромосом в негомологичных точках с последующим обменом. Результатом такого обмена будет дупликация участка в одной хромосоме (или хроматиде) и нехватка в другой. В настоящее время можно предполагать, что наличие дуплицированных участков хромосом и, следовательно, прохождение неравного кроссинговера является более распространенным явлением, чем это могло казаться раньше. Бриджес [29, 31] при составлении подробных цитогенетических карт гигантских хромосом D. melanogaster обнаружил большое количество мелких и крупных дупликаций. Позже цитологическое описание ряда дупликаций давалось многими авторами как у D. melanogaster, так и у других видов этого рода (Косиков [10], Добжанский и Соколов, Dobzhansky a. Socolov [39] и др.). В некоторых случаях был проведен и генетический анализ, показавший наличие картин, сходных с поведением локуса *Bar*. Так, в 1941 г. Люис (Lewis [48]) описал у D. melanogaster дупликацию участка, содержащего ген *Star* (уменьшенный размер глаз, сбитые ряды фасеток), произошедшую

в результате неравного кроссинговера. Возможно, что и ряд других видимых наследственных изменений у дрозофилы связан с возникновением дупликаций, например мутация Hairy-wing (увеличение числа щетинок на теле и крыльях мухи) (Алиханян [1], Демерек и Гувер, Demerec a. Hoover [38]). Высказываемое предположение о роли анормальной конъюгации хромосом и, как ее следствия, неравного кроссинговера в образовании дупликаций и нехваток подтверждается наблюдениями над мутационным процессом в некоторых линиях. Тиняков [18] сделал высоковероятным предположение, что наблюдавшаяся им высокая мутабильность в одной линии D. melanogaster своим происхождением обязана нарушению хода конъюгационного процесса при делении клеток. Сходное наблюдение было проведено еще раньше Бидлем [27] на кукурузе, где также было обнаружена одна линия с нарушенной конъюгацией хромосом и высокой частотой возникновения разного типа мутаций (хромосомные аберрации, точковые мутации). В последнем случае анормальное поведение хромосом было вызвано изменением некоторых их физических свойств, сделавших хромосомы как бы более липкими (sticky chromosome).

Итак, из приведенного краткого рассмотрения вопроса можно заключить, что каждый из намеченных нами трех путей образования мутаций находит хорошее фактическое обоснование. В связи с этим мы предлагаем принять для каждого из разобранных механизмов возникновения мутаций особые обозначения: мутации, возникновение которых связано с неточным воспроизведением структуры родительского гена, называть репродукционными мутациями, а процесс их возникновения — репродукционным мутационным процессом; мутации, возникающие как результат атомных изменений или перемещений внутри молекулы гена, не связанных с его репродукцией, естественно называть арепродукционными мутациями, а процесс их возникновения — арепродукционным мутационным процессом; наконец мутации, появляющиеся в силу ненормальной конъюгации, называть конъюгационными, а сам процесс — конъюгационным мутационным процессом.

Вернемся теперь к противоречиям в фактических данных, характеризующих спонтанный мутационный процесс, и попытаемся разобрать их, имея в виду сложную природу анализируемого процесса. Естественно предположить, что в различных линиях D. melanogaster удельный вес каждого из путей образования мутаций будет различным. Тогда отличия по мутабильности одной линии от другой могут итти в разных случаях за счет различных типов мутаций (репродукционного, арепродукционного, конъюгационного). Наиболее вероятно, что темп мутирования, основанный на прохождении молекулярных внутригенных процессов, является наиболее стабильным по сравнению с остальными двумя типами мутационного процесса. Действенное вмешательство внешних условий в этот процесс ограничено факторами, обладающими достаточно большой энергией (рентгеновские лучи и др.).

Репродукционный и конъюгационный типы мутационного процесса, вероятно, менее стабильны, более уязвимы для внешних воздействий, и во всяком случае контроль над этими процессами осуществляется организмом физиологически иными путями, чем над арепродукционным. Из этого следует, что различие линий по мутабильности и, особенно, в случае достаточно резкого между ними расхождения, как правило, идет за счет репродукционного или конъюгационного типа мутаций. Тот факт, что в различных линиях, т. е. при любом типе мутационного процесса, возникают в большинстве случаев одинаковые мутации, не должен рассматриваться как противоречие высказываемым взглядам. Однотипность мутаций определяется тем обстоятельством, что подавляющее число наследственных изменений, особенно летальных, является полной или частичной инактивацией гена, независимо от того,

какими путями эта инактивация достигается. Таким образом, наличие линий, где мутабильность генов оказывается резко повышенной под влиянием мутатора, не противоречит огромному фактическому материалу, говорящему о большой стабильности генов. В рассматриваемых случаях речь идет о совершенно различных по своей природе процессах [2]. Из сказанного было бы, однако, неверно сделать вывод, что линии, характеризующиеся репродукционным или конъюгационным мутационным процессом, всегда должны обладать высоким темпом мутирования. Вполне возможно, что в отдельных линиях этот темп мутирования хотя и будет выше арепродукционного, но все же суммарная мутабильность такой линии не окажется настолько большой, чтобы можно было зачислить ее в разряд высокомутабильных.

Переходя к рассмотрению данных по частоте мутирования самок и самцов, мутабильности на разных стадиях гаметогенеза, а также роли фактора времени в спонтанном мутационном процессе, предварительно сделаем следующие замечания. Исходя из рассматриваемых представлений для линий, где арепродукционный мутационный процесс имеет подавляющее значение, возможно ожидать следующей характеристики: а) примерно одинаковая частота возникновения мутаций у самок и самцов; б) примерно одинаковая частота мутирования на разных стадиях гаметогенеза; в) наличие зависимости числа возникновений мутаций от длительности жизни клеток.

Для линий, где удельный вес арепродукционного мутационного процесса относительно мал и на первый план выдвигается репродукционный или конъюгационный мутационный процесс, характеристика должна оказаться следующей: а) возможность различия в частоте мутирования самок и самцов (при репродукционном мутационном процессе этого различия может и не быть, или, если оно будет иметься, то не столь значительное, как в случае конъюгационного мутационного процесса; нормальная конъюгация, как известно, по-разному осуществляется у разных полов, и можно думать, что нарушение этого процесса по-разному пойдет у самок и самцов); б) бо̀льшая частота возникновения мутаций на ранних стадиях, чем в сперматозоидах; в) отсутствие или весьма незначительное влияние фактора времени на число возникающих мутаций.

Ввиду того, что в различных случаях соотносительная роль трех видов мутационных процессов будет различной, можно предполагать наличие всех переходов между намечаемыми крайними типами линий.

Рассматривая фактический материал, характеризующий спонтанный мутационный процесс, мы находим в нем полное подтверждение высказываемых взглядов. Наличие линий, отличающихся по течению спонтанного мутирования (подробно о них шла речь в начале статьи), исключительно хорошо согласуется со всем сказанным. Найдены, как мы видели, линии с одинаковой мутабильностью у обоих полов и на разных стадиях гаметогенеза. Наряду с такими линиями, оказалось, существуют и другие, у которых мутабильность различна и у обоих полов, и на разных стадиях гаметогенеза. Ряд линий показал зависимость числа возникающих мутаций от времени жизни клетки, тогда как другие практически ее не обнаружили и т. д. Даже те различия, которые, казалось бы, должны улавливаться труднее, как, например, между линиями репродукционного и конъюгационного типа, также находимы среди популяций D. melanogaster. Демерек [37] и Тиняков [17], как уже указывалось, обна-

[2] К сожалению, в настоящее время, ничего не известно о физиологической природе действия мутаторов. В качестве предположения мы рискуем высказать мысль, что одним из путей нарушения нормального хода конъюгации и репродукции генов является изменение нормального баланса нуклеиновой кислоты в ядрах клеток. Возможно, что некоторые из генов мутаторов именно этим путем осуществляют свое действие на мутационный процесс.

ружили две высокомутабильные линии, анализ особенностей мутирования которых заставляет первую из них отнести к репродукционному типу, а вторую — к конъюгационному. Линия Демерека обладала высокой частотой мутирования, большей мутабильностью на ранних стадиях гаметогенеза, чем в сперматозоидах, одинаковой частотой мутирования у самок и самцов. Особенно существенно то, что в этой линии не наблюдалось анормальной конъюгации. Линия Тинякова также характеризовалась высокой частотой мутирования и повышенной мутабильностью на ранних стадиях гаметогенеза по сравнению со сперматозоидами, но одновременно показали более частое мутирование у самок, чем у самцов. В этой же линии наблюдался резко ненормальный ход конъюгаций хромосом. Между линиями имелся также ряд других отличий (например, отсутствие мозаичных форм в линии Демерека и большое их число в линии Тинякова и др.).

Подводя итог всему проанализированному нами материалу по естественному мутационному процессу, можно сказать, что особенности течения этого процесса у D. melanogaster находят хорошее объяснение в представлении о сложной его природе.

Несомненно, что богатейшим источником для суждения и проверки наших представлений о природе мутаций должны явиться материалы экспериментов по индуцированному мутационному процессу. Имеются ли в этих материалах подтверждения сложной, комплексной природы спонтанного мутирования? Мы считаем, что такие подтверждения имеются, и в этом направлении, прежде всего, отмечаем данные по температурному влиянию на мутационный процесс.

Исследование зависимости темпа суммарной мутабильности D. melanogaster от температурного режима привело к установлению температурного коэффициента ($Q_{10}$) этого процесса. Согласно данным Мёллера, [51], $Q_{10}$ мутационного процесса равен примерно 2—3. Результаты более позднего изучения показали, что $Q_{10}$ равен приблизительно 5 (Тимофеев-Ресовский [61]). Теоретическая интерпретация полученного материала была дана Дельбрюком [64] исходя из представления о мутации как внутримолекулярном процессе. Согласно Дельбрюку, температурные мутации есть не что иное, как перестановка атомов внутри молекулы гена. Эта перестановка осуществляется за счет энергии теплового движения. Кривая колебания атомной группы приобретает под влиянием температурного воздействия такую амплитуду, что выходит за границу устойчивости и атомы не возвращаются в исходное положение. Дельбрюк дал расчеты, показывающие связь между скоростью протекания мономолекулярной реакции и величинами «активирующей» и «средней» энергии теплового движения. Под «активирующей» энергией автор понимает то ее значение, которое необходимо для перехода через границу устойчивости, тогда как под «средней» энергией — ту, которая вообще присуща данной молекуле и не приводит к ее изменению.

| Абсолютное значение активирующей энергии в eV | Отношение величин активирующей энергии к средней | Продолжительность жизни гена* | $Q_{10}$ |
|---|---|---|---|
| 0,3 | 10 | $2\cdot10^{-10}$ сек | 1,4 |
| 0,6 | 20 | $5\cdot10^{-10}$ сек | 1,9 |
| 0,9 | 30 | 0·1 сек | 2,7 |
| 1,2 | 40 | 33 мин | 3,8 |
| 1,5 | 50 | 16 мес | 5,3 |
| 1,8 | 60 | $3\cdot10^{-4}$ лет | 7,4 |

* Под продолжительностью жизни гена понимается средний промежуток времени, протекающий от одной мутации до другой.

Связь эта была в наглядной форме представлена в таблице, воспроизводимой нами здесь в несколько сокращенном виде.

При внимательном рассмотрении данных таблицы можно найти в ней существенные противоречия с фактами, установленными многочисленными экспериментами и наблюдениями. Так, если принять, согласно данным Тимофеева-Ресовского, $Q_{10}$ мутационного процесса равным 5, то тогда, как это видно из таблицы, средняя продолжительность жизни гена должна быть равной 16 месяцам. Вместе с тем в действительности хорошо известно, что средний срок жизни гена во много раз больший (Шапиро [19]). Расхождение между вычисленной величиной продолжительности жизни гена и фактической будет увеличено, если принять $Q_{10}$ равным не 5, а 2—3, как это вытекает из исследований Мёллера.

Другое противоречие наблюдается в отношении мутабильных генов. Известно из исследований Демерека [35] Drosophila virilis, Фаберже и Биль [41] Portulaca grandiflora и др., что мутабильные гены не увеличивают темпа своей изменчивости с повышением температуры. Вместе с тем, исходя из фактической продолжительности жизни мутабильных генов, нужно было ожидать, согласно вычислениям Дельбрюка, что значение $Q_{10}$ для мутационного процесса в этих генах будет равно минимум 4. Если прибавить к этому, что мутабильные гены, не изменяющие темп мутирования с повышением температуры, увеличивают его при температуре ниже нуля (Фаберже и Биль [41] и др.), а также что и суммарный темп мутирования обычных генов может быть увеличен не только повышением температуры, но и ее резким понижением (также ниже нуля) (Биркина [2], Керкис [9], Готчевский, Gottschewsky [43]), то противоречия между теоретическими расчетами и фактическими данными делаются еще более непримиримыми.

Отмечаемые противоречия несомненно говорят о неправильности представлений, легших в основу произведенных расчетов. Основным в концепции Дельбрюка является представление о спонтанной мутации как о мономолекулярном процессе, сводящемся к перестановке атомов внутри молекулы гена. Подобное представление является неправильным, вернее недостаточным. Наряду с предусмотренным Дельбрюком типом мутаций существуют, как мы видели, и другие, качественно отличные. Приняв, что природа спонтанного процесса сложна, мы тем самым должны допустить, что температурные воздействия могут влиять на него весьма различными путями. Наблюдаемый температурный коэффициент мутационного темпа отображает лишь суммарный ход изменений этого процесса. Нужно было заранее предполагать, что значение этого коэффициента может варьировать от линии к линии, что, как мы видели, и имеет место в экспериментальных исследованиях.

Переходя к рассмотрению данных по рентгеномутациям, прежде всего отметим одно сравнительно давно установленное положение. Мёллер и Мот-Смит (Muller a. Mott-Smith [53]), (Эфраимсон [25] и др.) произвели расчеты, показавшие недостаточность земной радиации для объяснения наблюдаемого темпа спонтанную мутирования. Другими словами, появление спонтанных мутаций, наряду с ионизирующей энергией, определяется также еще и какими-то иными факторами. Установленное положение отнюдь не говорит, что мутации, возникшие не под влиянием земной радиации, отличны по механизму своего возникновения. Нам это положение важно своей негативной стороной. Если бы оказалось, что земная радиация целиком определяет наблюдаемый темп мутирования, то это сделало бы высоковероятным представление о едином механизме возникновения мутаций и именно о том, который выявлен при изучении рентгеномутаций. Ряд других факторов рентгеногенетики более прямым образом согласуется с защищаемым представлением о сложном механизме естественного мутационного процесса. Так, нами впервые было

показано, что линии D. melanogaster, отличающиеся по суммарному темпу спонтанного мутирования, не отличаются по своей индуцированной рентгеновскими лучами мутабильности (Шапиро и Волкова [23]). Позже аналогичные результаты были получены Тимофеевым-Ресовским [62]) у D. melanogaster и Гильсом (Giles [42]) у традесканции. Если бы механизм возникновения спонтанных мутаций у сравниваемых линий был таким же, как и в случае нидуцированной мутабильности, то можно было бы ожидать сохранения между ними различий и при воздействии лучистой энергии. В этом случае различие линий по спонтанной мутабильности должно было трактоваться как различие в чувствительности к воздействию ионизирующей энергии. Факт нивелировки различий приводит к заключению, что отличие линий по темпу естественного мутационного процесса идет за счет мутаций, механизм возникновения которых не сходен с арепродукционным (т. е. вызываемым рентгеновскими лучами). Поскольку различия сравниваемых линий по спонтанному темпу мутирования, выраженные в абсолютных числах, не велики, то они и не улавливаются на форме высокой мутабильности, индуцированной лучистой энергии.

В полном соответствии с приведенными только что данными по суммарной мутабильности стоят наблюдения по влиянию рентгеновских лучей на изменения отдельных генов. В то время как подавляющее число генов увеличивает свою мутабильность под влиянием рентгеновских лучей, темп мутирования некоторых генов остается без изменений (Сидоров [16], Демерек [36], Родс [58] и др.).

Наблюдающиеся результаты полностью объяснимы исходя из предположения, что спонтанная мутабильность некоторых генов идет в основном не за счет арепродукционного типа мутаций, т. е. не за счет того механизма, который может быть регулируем рентгеновскими лучами. Распространенность таких генов может быть более широка, чем мы предполагаем сейчас, так как выявление их практически ограничено случаями, когда спонтанная мутабильность настолько высока, что сохраняет ведущее положение на фоне индуцируемой в этом же гене мутабильности. О наличии разного типа мутационных процессов говорят также эксперименты по комбинированному рентгеновскому и температурному воздействию на мутационный процесс D. melanogaster. В ряде экспериментов было показано, что определенная доза рентгеновских лучей, независимо от того, с какими температурными воздействиями она комбинируется, дает один и тот же процент мутаций (Тимофеев-Ресовский и Циммер [63], Мёллер [52]). Другими словами, температурные колебания не изменяют хода мутационного процесса, индуцируемого рентгеновскими лучами. Вместе с тем влияние температурного режима на спонтанный мутационный процесс, как мы видели, твердо установлено. Сопоставляя эти два факта, нужно сделать вывод о качественном различии рентеновского и спонтанного мутационного процессов. Поскольку часть спонтанных мутаций вызывается земной радиацией (т. е. часть мутаций не отличима по своей природе от рентгеновских мутаций), то очевидно, что в целом естественный мутационный процесс сложен по своей природе.

В ряду доказательств наличия репродукционного типа изменения генов, как части единого спонтанного мутационного процесса, заслуживают упоминания теоретические соображения Стёртеванта [60] и их экспериментальная проверка, проведенная Эмерсоном (Emerson [40]). Стёртевант теоретически обосновал возможность серологического метода получения мутаций. Идея, лежащая в основе этого метода, достаточно проста и исходит из представления, что ген по своей природе сходен с образуемым им антигеном. В этом случае антитело будет реагировать только со строго определенным геном. Результатом такой реакции должна быть инактивация гена, и если эта инактивация произойдет при делении

половых клеток, то дочерние клетки будут иметь по нему нехватку. Эмерсон успешно реализовал эти идеи, получив серологическим методом мутации у Neurospora crassa. Таким образом, если данные Эмерсона в дальнейшем подтвердятся, мы будем иметь не только доказательство наличия репродукционного мутационного процесса, но и новый метод получения этого типа мутаций.

Таким образом, рассмотрение особенностей индуцированного мутирования приводит нас к тому же выводу, что и рассмотрение спонтанного мутирования, а именно — к представлению о сложной природе последнего.

Намечая три пути возникновения спонтанных мутаций, мы вовсе не считаем, что тем самым исчерпали все возможные механизмы мутирования. Не исключено, что наряду с перечисленными существуют еще и другие. Возможно, например, что мутации своим возникновением в покоящихся семенах (Навашин и Герасимова [12] и др.) обязаны какому-то другому механизму. Процессы распада, протекающие в длительно хранящихся семенах, с исключительной интенсивностью приводят к разрушению хромосомного аппарата, структурной целостности отдельных хромосом, а возможно, и генов. О механизме этого процесса в настоящее время трудно говорить, но не исключено, что он отличается от разобранных нами. Останавливая свое внимание на репродукционном, арепродукционном и конъюгационном механизмах возникновения мутаций, мы лишь подчеркиваем, что именно эти пути являются, с нашей точки зрения, наиболее существенными в процессе спонтанного мутирования.

В заключение отметим, что помимо важности самого факта установления сложной природы естественного мутационного процесса, последнее должно иметь значение для целого ряда проблем. Здесь мы упомянем лишь следующие:

1. Разобранные нами материалы позволяют ответить на не раз ставившийся вопрос о том, сходны или отличаются друг от друга рентгеновские и спонтанные мутации и, соответственно, сходен ли или нет механизм их возникновения. Можно сказать, что механизм возникновения рентгеновских мутаций, являясь по своей природе арепродукционным, гомологичен лишь одному из механизмов, обеспечивающих спонтанную мутабильность и, следовательно, между ними нельзя ставить знак равенства.

2. Представление о сложной природе возникновения мутаций позволяет лучше оценить значимость имеющихся методов экспериментального получения мутаций и вносит необходимую ясность в вопросы дальнейшей их разработки. Это представление может облегчить также поиски агентов и методов, позволяющих дифференциально воздействовать на разные механизмы возникновения мутаций. (В плане сказанного особенно перспективными мы считаем эксперименты по влиянию различных химикалиев на мутационный процесс, особенно если эти эксперименты будут проводиться с учетом того, на какой стадии гаметогенеза воздействие эффективно.)

3. Представление о сложной природе спонтанного мутирования может явиться теоретической предпосылкой для постановки экспериментов по дифференциальному изучению структуры и свойств генов (закономерности репродукции генов, особенности конъюгации хромосом и т. д.).

**Резюме**

В статье расмотрены фактические данные, касающиеся ряда характеристик естественного мутационного процесса у D. melanogaster. Таковы: 1) суммарный темп мутирования, 2) темп мутирования у самок и сам-

цов, 3) темп мутирования на разных стадиях гаметогенеза, 4) роль фактора времени в спонтанном мутационном процессе.

Показано, что по каждому из перечисленных разделов разными авторами получены противоречивые данные. Эти противоречия не могут быть объяснены погрешностями эксперимента. Объяснение противоречивости фактических данных автор видит в комплексной природе спонтанного мутирования. Естественный мутационный процесс не един по своему механизму, а включает в себя ряд достаточно не зависимых друг от друга процессов. Главнейшие из них следующие: 1) репродукционный мутационный процесс (мутации как ошибки при репродукции гена), 2) репродукционный мутационный процесс (мутации как результат внутримолекулярных изменений гена, не связанных с его репродукцией), 3) конъюгационный мутационный процесс (образование нехваток и дупликаций вследствие анормальной конъюгации хромосом, в ряде случаев приводящей к неравному кроссинговеру). Закономерности каждого из этих процессов достаточно отличны. В исследованных в отношении естественной мутабильности линиях D. melanogaster удельный вес каждого из этих процессов различен. Последнее обстоятельство и привело к противоречиям между данными отдельных авторов.

Проведенный в статье анализ закономерностей индуцированного мутационного процесса также приводит к заключению о комплексной природе спонтанного мутирования. Основная аргументация черпается здесь из рассмотрения влияния температурного режима на мутационный процесс, а также некоторых особенностей возникновения рентгеномутаций по сравнению со спонтанными.

**Литература**

1. Алиханян С. И., ДАН СССР, т. 19, № 9, 1938.— 2. Биркина Б. Н., Биологический журнал, т. 7, № 3, 1938.— 3. Дубинин Н. П., Зоологический журнал, т. 25, № 3, 1946.—4. Дубинин Н. П. и Волотов Е. Н., Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. 1, № 5, 1936.— 5. Зуйтин А. И., ДАН СССР, т. 29, № 8—9, 1940.— 6. Зуйтин А. И. и Павловец М. Т., ДАН СССР, т. 21, № 1—2, 1938.— 7. Игнатьев М. В. и Шапиро Н. И., ДАН СССР, т. 45, № 5, 1944.— 8. Игнатьев М. В. и Шапиро Н. И., ДАН СССР, т. 46, № 3, 1945.— 9. Керкис Ю. Я., ДАН СССР, т. 24, № 4, 1939.— 10. Косиков К. В., ДАН СССР, т. 3, № 6, 1936.— 11. Мёллер Г. Г., Прокофьева-Бельговская А. А. и Косиков К. В., ДАН СССР, т. 1, № 2, 1936.— 12. Навашин М. С. и Герасимова Е. Н., Биологический журнал, т. 4, 1935.—13. Нейгауз М., ДАН СССР, т. 11, № 5—6, 1936,— 14. Оленов Ю. М., ДАН СССР, т. 49, № 8, 1945.— 15. Сахаров В. В., Журнал общей биологии, т. 1, № 2, 1940.— 16. Сидоров Б. Н., Биологический журнал, т. 3, № 1, 1934.— 17. Тиняков Г. Г., ДАН СССР, т. 22, № 9, 1939.— 18. Тиняков Г. Г., Экспериментальное исследование закономерностей генетической изменчивости, дисс., 1946.— 19. Шапиро Н. И., Зоологический журнал, т. 17, № 4, 1938.— 20. Шапиро Н. И., ДАН СССР, т. 20, № 9, 1938 — 21. Шапиро Н. И., ДАН СССР, т. 24, № 6, 1939.— 22. Шапиро Н. И., Зоологический журнал, т. 24, № 6, 1945.— 23. Шапиро Н. И. и Волкова К. В., Биологический журнал, т. 7, № 3, 1938.— 24. Шапиро Н. И. и Игнатьев М. В., Успехи современной биологии, т. 20, № 3, 1945.— 25. Эфраимсон В. П., Журнал экспериментальной биологии, т. 7, № 1, 1931.— 26. Auerbach C., Journ. Genet., v. 41, 1941.— 27. Beadle G. W., Cytologia, Fujii jub. vol., 1937.— 28. Bridges C. B., Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med., v. 17, 1919.— 29. Bridges C. B., Journ. of Hered., v. 26, No. 2, 1935.— 30. Bridges C. B., Science, v. 83, No. 2148, 1936.— 31. Bridges C. B., Cytologia, Fujii jub. vol., 1937.— 32. Buchmann W. u. Timoféeff-Ressovsky N. W., Ztschr. f. ind. Abstamm. u. Vererbungsl., Bd., 70, H. 1, 1935.— 33. Buchmann W. u. Timoféeff-Ressovsky N. W., Ztschr. f. ind. Abstamm. u. Vererbungsl., Bd. 71, 1936.— 34. Demerec M., Journ. Genet., v. 24, No. 2, 1931.— 35. Demerec M., Proc. Nat. Acad. Sci., v. 18, 1932.— 36. Demerec M., Proc. Nat. Acad. Sci., v. 20, 1934.— 37. Demerec M., Genetics, v. 22, 1937.— 38. Demerec M. a. Hoover M., Genetics, v. 24, 1939.— 39. Dobzhansky Th. a. Socolov D., Journ. Hered., v. 30, No. 1, 1939.— 40. Emerson Sterling, Proc. Nat. Acad. Sci., v. 30, No. 8, 1944.— 41. Fabergé A. C. a. Beale G. H., Journ. Genet., v. 43, No. 1—2, 1942.— 42. Giles Norman, Genetics, v. 25, 1940.— 43. Gottschewsky G., Ztschr. f. ind. Abstamm. u. Vererbungsl., Bd. 67, 1934.—44. Haldane J. B. S., Reun. plén. Soc. biol., 1935.—

45. Ives P. T., Genetics, v. 30, No. 2, 1945.— 46. Kaufman B. P., Drosoph. Inform. Serv., No. 19, 1945.— 47. Koltzoff N. K., Les molécules héréditaires, Paris, 1939.— 48. Lewis E. B., Proc. Nat. Acad. Sci., v. 27, No. 1, 1941.— 49. Mampell K., Proc. Nat. Acad. Sci., v. 29, No. 5, 1943.— 50. Muller H. J., Journ. Exp. Zool., v. 31, No. 4, 1920.— 51. Muller H. J., Journ. Genet., v. 40, No. 1—2, 1940.— 52. Muller H. J., Journ. Genet., v. 40, No. 1—2, 1940.— 53. Muller H. J. a. Mott-Smith L. M., Proc. Nat. Acad. Sci., v. 16, No. 4, 1930.— 54. Neel J. V., Genetics, v. 27, No. 5, 1942.— 55. Plough H. H., Cold Spring Harbor Symposia, v. 9, 1941.— 56. Plough H. H. a. Holthausen C. F., Amer. Nat., v. 71, 1937.— 57. Rhoades M. M., Genetics, v. 23, 1938.— 58. Rhoades M. M., Cold Spring Harbor Symposia, v. 9, 1941.— 59. Sturtevant A. H., Genetics, v. 10, 1925.— 60. Sturtevant A. H., Proc. Nat. Acad. Sci., v. 30, No. 8, 1944.— 61. Timoféeff-Ressovsky N. W., Ztschr. f. ind. Abstamm. u. Vererbungsl., Bd. 70, H. 1, 1935.— 62. Timoféeff-Ressovsky N. W., Biolog. Ztbl., Bd. 40, H. 5/6, 1940.— 63. Timoféeff-Ressovsky N. W. u. Zimmer K. G., Biolog. Ztbl., Bd. 59, 1939.—64. Timoféef-Ressovsky N. W., Zimmer K. G. u. Delbrück M., Nachricht. Gesellsch. Wissenschaft zu Göttingen, Neue Folge, Bd. 1, Nr. 13, 1935.— 65. Valadares Maria, Revista Agronomica, v. 25 (3), 1937.— 66. Valadares Maria, Scientia Genetica, v. 11, fasc. 1, 1940.

# THE INVESTIGATION OF SPONTANEOUS MUTATION PROCESS

## IV. THE COMPLEX NATURE OF SPONTANEOUS MUTATION PROCESS IN DROSOPHILA MELANOGASTER

**N. I. SHAPIRO**

**Laboratory of Genetics of the State University of Moscow**

Summary

Data concerning some peculiarities of the natural process of mutation in D. melanogaster are discussed in the present paper. These peculiarities are as follows:

1. The total mutation rate.
2. The mutation rate in males and females.
3. The mutation rate on different stages of the gametogenesis.
4. The part played by the time-factor in the spontaneous process of mutation.

It is shown that contradictory data were obtained by different authors for all of the above mentioned problems. These contradictions cannot be explained by mere mistakes of experiments. The author is inclined to consider the contradiction as due to the complex nature of the spontaneous process of mutation. The natural process of mutation is not uniform in its mechanism, but includes a series of independent processes. The most important of them are as follows:

1. The reproductory process of mutation (mutations as errors in the process of reproduction of the gene).
2. The reproductory process of mutation (mutations as the result of intramolecular changes of the gene, independent of its reproduction).
3. The conjugation process of mutation (the production of deficiencies and duplications as the result of the abnormal conjugation of chromosomes, in some cases leading to unequal crossing-over).

The peculiarities of each of these processes are pretty different. The specific weight of each of these processes in stocks of D. melanogaster studied in respect to the natural mutability was different. This last circumstance was just the reason that caused the contradiction in data of different authors.

The analysis of the laws of the induced process of mutations, carried out in the present paper, leads us as well to the conclusion concerning the complex nature of the spontaneous process of mutation.

This view is mainly supported by the data on the effect of temperature conditions on the process of mutation, as well as by some peculiarities of occurrence of x-ray mutations as compared with spontaneous ones.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 3

# К ВОПРОСУ О ТИПАХ РЕДУКЦИИ ОРГАНОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ

С. М. ЮЗБАШЬЯН

Тбилисский педагогический институт им. А. С. Пушкина

В современной биологии для понимания общего хода и закономерностей эволюции органического мира изучение явлений его регрессивного развития считается столь же существенным, как и изучение прогрессивного развития. Это прекрасно понимал Дарвин, воззрения которого на рудиментарные органы легли в основу строго научного понимания редукции органов и регрессивной эволюции. После Дарвина этой проблеме было посвящено много внимания, однако лишь немногие исследователи подошли к трактовке ее с дарвинистических позиций.

В ряду последних одно из первых мест бесспорно принадлежит А. Н. Северцову, с именем которого связано учение о филэмбриогенезах. Вопреки господствующей в биологии теории Вейсмана — Геккеля, принимающей, что новые признаки в эволюции появляются у взрослых организмов, Северцов выступил с положением о том, что источником как прогрессивных, так и регрессивных признаков являются эмбриональные изменения, возникающие на том или ином этапе онтогенеза. Исходя из собственных исследований, Северцов установил два типа редукции органов у позвоночных — рудиментацию и полную редукцию, или афанизию.

Последующие исследования учеников Северцова и ряда других советских и зарубежных исследователей подтвердили правильность его основной идеи о роли эмбриональных изменений в филогенезе, высказанной еще Дарвином в 1844 г. и более подробно развитой Ф. Мюллером. Вместе с тем эти исследования установили наличие как у позвоночных, так и в особенности у беспозвоночных ряда иных способов редукции органов, не укладывающихся в рамки рудиментации и афанизии. В качестве примера мы здесь назовем исследования Б. С. Матвеева по редукции боковых пальцев у копытных [4], Д. М. Федотова по зимней пяденице [17] и чехлоноске Pachytelia [8], И. И. Ежикова [2] по чехлоноске Fumea и наши собственные исследования пещерной креветки. Результаты последних вкратце сводятся к следующему:

Креветка эта, обитающая в пещерах западной Грузии, близ Кутаиси, и в Абхазии, отличается от своего европейского родича Troglocaris schmidti Dorm. рядом морфологических особенностей, позволяющих выделить ее в самостоятельный вид того же рода Troglocaris kutaissiana Sadowsky [14, 15]. У обоих видов между обитающими в отдельных пещерах популяциями наблюдаются некоторые различия, на основании которых каждая из этих популяций рассматривается как особый подвид. Таких подвидов у европейского вида насчитывается четыре, из которых три обитают в пещерах Балканского полуострова, а один — в южной Франции (Tr. schmidti inermis, описан Фажем (Fage [16] ). У нашего вида также описаны четыре подвида, получившие подвидовые названия «kutaissiana», «fagei», «osterloffi» и «ablaskiri» (последние три из Абхазии [1, 13]). Изучение морфологических особенностей первых трех под-

видов и сравнение их с описаниями обласкирского и европейских подвидов привели нас к заключению, что подвиды обоих видов отличаются друг от друга исключительно лишь по степени регрессивного развития ряда признаков [15]. У обоих видов, наряду с полной редукцией глаз, наблюдается та или иная степень редукции рострума и расположенных на нем зубцов («вооружения»), экзоподитов задних пар грудных ножек, глазных стебельков, жабер, мастигобранхий, полового придатка II плеопода самцов и еще некоторых других частей. Результаты изучения хода редукции этих органов в течение онтогенеза приведены в прилагаемой сводке (табл. 1).

Рассматривая последнюю, мы видим, что редукция органов у пещерной креветки осуществляется в основном либо замедлением темпов онтогенетического развития, либо полной остановкой его на той или иной стадии. В первом случае мы будем говорить о ретардации, во втором — об абревиации. Ретардация наблюдается при развитии экзоподитов задних пар грудных ножек [12]. У свежевылупившейся личинки Tr. kutaissiana kutaissiana экзоподиты на переоподах IV и V, в отличие от своих нормально развитых эндоподитов, имеют совершенно зачаточный характер (рис. 1), достигая на IV переоподе $^{1}/_{4}$ длины эндоподита, а на V — лишь $^{1}/_{5}$. Поскольку эмбрионально обе ветви ножки закладываются одновременно и первоначально совершенно одинаковы по величине, то очевидно, что резкое недоразвитие у личинки 1 является результатом остановки его развития на ранней эмбриональной стадии. В дальнейшем при прогрессивном развитии эндоподитов на обоих переоподах экзоподиты сохраняют свой зачаточный характер и ничтожные размеры, вследствие чего эти переоподы представляются одноветвистыми. В таком состоянии переоподы остаются до среднего и более позднего возраста, после чего развитие экзоподитов вновь возобновляется сперва на IV (рис. *2*, *Б*), а затем на V переоподе. У одной абхазской формы (osterloffi) одноветвистой представляется и III ножка, переход которой в двуветвистое состояние имеет место раньше IV, до достижения рачком среднего роста.

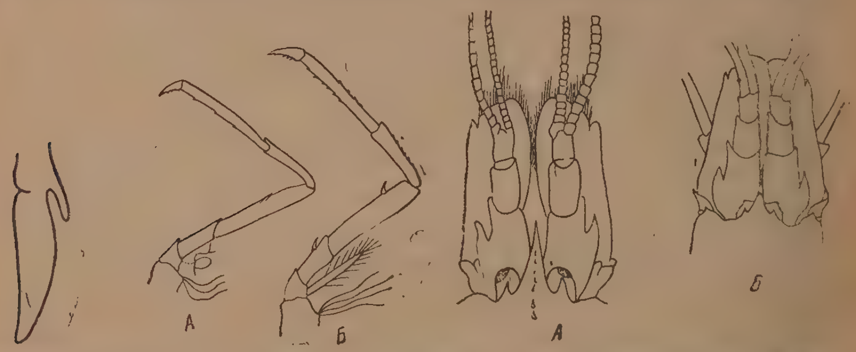



Рис. 1. IV переопод первой личинки креветки из кутаисской популяции

Рис. 2. IV переопод взрослой креветки: *А* — французской (по Фажу); у основания ножки три мастигобранхии и еле заметный рудимент экзоподита. *Б* — тот же переопод кутаисской креветки с четырьмя мастигобранхиями и слабо развитым экзоподитом

Рис. 3. *А* — передняя часть головы кутаисской креветки с пигментированными глазными стебельками и хорошо развитым рострумом, вооруженным восемью зубцами. *Б* — та же часть французской креветки с рудиментарным невооруженным рострумом.

Таким образом, в ход развития экзоподитов задних пар грудных ножек вклинивается более или менее продолжительный период полной остановки развития, или диапауза. При этом, чем далее кзади располо-

жена конечность, тем продолжительнее диапауза. Вследствие этого у достигших полного роста рачков экзоподиты на задних ножках развиты значительно слабее, чем на передних. У абхазских форм, у которых V переопод вовсе лишен экзоподита, эти различия выражены еще резче: на IV переоподе экзоподит носит совершенно рудиментарный характер, а на III он развит довольно слабо. При дальнейшем удлинении диапаузы и распространении ее на все более и более поздние стадии период постэмбрионального развития экзоподита в конечном итоге может сократиться до нуля. Последствием этого, очевидно, будет сохранение экзоподита в том виде, в каком он был до диапаузы, т. е. в виде эмбрионального зачатка. Подобную картину мы находим у французской креветки (рис. 2, *А*), у которой переподы IV и V лишены экзоподитов, имея на соответствующих местах лишь крайне незначительных размеров рудименты их в виде пуговкообразных телец. Однако у некоторых форм отсутствуют и эти последние остатки экзоподитов. Таковы, например, все абхазские подвиды, у которых, как сказано, V переопод лишен совершенно каких-либо следов экзоподита. Как показывает пример одного из этих подвидов (fagei), закладка экзоподита этого переопода, совершенно ясно выраженная у личинки I и не отличающаяся по своим размерам от закладки экзоподита, быстро инволюирует и уже у личинки II оказывается совершенно сглаженной [1]. По всей видимости, здесь имеет место установленное Б. С. Матвеевым заимствование материала закладки экзоподита прогрессивно развивающимся эндоподитом [4].

В иной форме наблюдается ретардация при редукции глазных стебельков, которые у взрослых рачков представляют собою типичные рудименты (рис. 3, *А*). Придатки эти закладываются вполне нормально, но после перехода личинки в декаподитную стадию рост их резко замедляется, ослабевая все более и более, но не прекращаясь совершенно до достижения рачком своего предельного роста. В отличие от первого случая — ретардации вследствие диапаузы — мы здесь можем говорить о прогрессирующей ретардации.

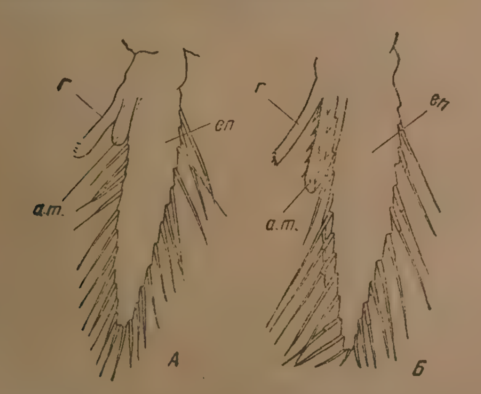



**Рис. 4. Две стадии развития придатка II плеопода самца кутаисской креветки:**
*А* — ранняя стадия; *Б* — средняя стадия; а. т. — придаток; еп. — эндоподит; г — ретинакулум




**Рис. 5.** *А* — **II плеопод самца французской креветки с рудиментарным придатком.** *Б* — **придаток с ретинакулумом в увеличенном виде (по Фажу)**

Редукция других органов пещерной креветки происходит большей частью путем абревиации, которая в одних случаях имеет место на конечных стадиях, в других — на средних, в третьих — на начальных, с выпадением всех последующих стадий. Все эти ступени абревиации можно наблюдать у пещерной креветки на так называемом appendix

Таблица I

| Название редуцирующегося органа | Состояние органа у личинки | Изменения на постларвальных стадиях | Состояние органа у взрослого | Тип редукции в ситогенезе | |
|---|---|---|---|---|---|
| Экзоподиты IV и V пары грудных ножек Tr. kutaissiana kutaissiana | Зачаточные, в 4 и 5 раз короче своих эндоподитов | Остаются без изменений на IV переоподе до среднего возраста, на V переоподе — до более позднего возраста; затем рост возобновляется | V экзоподит развит слабее, чем IV; последний слабее, чем III | Ретардация вследствие диапаузы | Частичная редукция |
| Глазные стебельки | Развиты нормально | После превращения в креветку резкое снижение и в последующем прогрессирующее снижение темпов роста | Рудиментарное | Прогрессирующая ретардация | |
| Придаток II плеопода самца Tr. schmidti inermis | Не развит | Закладывается и развивается в позднем постларвальном возрасте. На стадии, соответствующей очень ранней стадии развития придатка у kutaissiana, рост прекращается | Рудиментарное | | |
| Рострум у абхазских подвидов osterloffi, ablaskiri и у inermis | Предполагается, что развит нормально, как у личинок fagei | Прекращение роста на ранней постларвальной стадии | Слабо развит, напоминает рострум очень молодой kutaissiana | Абревиация на начальных стадиях развития редуцирующегося органа | |
| Подобранхий на II ногочелюсти inermis | Не развит | Развитие прекращается на стадии раннего, слабо дифференцированного зачатка | Рудиментарное | | |
| Экзоподит на IV и V переоподах inermis | Предполагается, что личинки вылупляются с зачаточными экзоподитами | Предполагается что никаких изменений в состоянии зачаточных экзоподитов не происходит | Ничтожные рудименты | | |

(Продолжение таблицы 1)

| Название редуцирующегося органа | Состояние органа у личинки | Изменения на постларвальных стадиях | Состояние органа у взрослого | Тип редукции в онтогенезе | |
|---|---|---|---|---|---|
| Придаток II плеопода самца подвидов Osterloffi и ablaskiri | Не развит | Закладывается и развивается в позднем постларвальном возрасте; на стадии, соответствующей средней стадии развития придатка у kutaissiana, рост прекращается | Развит значительно слабее, чем у kutaissiana | Абревиация на средних стадиях развития | Частичная редукция |
| Придаток II плеопода самца fagei | Не развит | То же, что и в предыдущем случае, но рост придатка прекращается на более поздних стадиях | Развит несколько слабее, чем у kutaissiana | Абревиация на конечных стадиях развития | Частичная редукция |
| Глаза | Предполагается возможность более высокого разития глаза у личинок в единичных случаях или даже как общее явление в популяциях, менее подвинувшихся по пути регресса | Остановившиеся в своем развитии глаза или их рудименты подвергаются полной инволюции | Отсутствуют | Абревиация, завершаемая полной инволюцией | Полная редукция |
| | Полное отсутствие каких-либо признаков глаза как общее явление; при развитии на свету — у огромного большинства личинок | Никаких изменений | Отсутствуют | | Полная редукция |
| Зубцы на роструме у невооруженных форм. Некоторые мастигобранхии | Не развиты | Никаких изменений | Отсутствуют | Полное выпадение закладки органа из онтогенеза | Полная редукция |

masculina, или придатке II плеопода самцов, который у различных подвидов развит в различной степени [14]. У самца kutaissiana первый зачаток придатка (рис. 4, *А*) появляется после достижения рачком своей средней длины и имеет вид маленького язычкообразного выроста эндоподита у основания так называемого ретинакулума. Вырост этот, быстро разрастаясь, превращается у взрослого самца в крупную, усаженную щетинками, листовидную пластинку. У других подвидов придаток закладывается сходным образом, но у inermis развитие этого органа идет не дальше первого его зачатка (рис. 5), вполне соответствующего таковому kutaissiana; у ablaskiri и osterloffi развитие придатка идет дальше (рис. 6), но останавливается на стадии, соответствующей средней стадии его развития у kutaissiana (рис. 4, *Б*); у fagei придаток развит значительно сильнее, но все же несколько слабее, чем у kutaissiana, соответствуя одной из поздних стадий его развития у последней.

Примером редукции путем ранней абревиации может послужить также рострум некоторых абхазских (ablaskiri и osterloffi) и французского подвидов (рис. 3, *Б*), у которых он довольно слабо развит, напо-




Рис. 6. II плеопод взрослого самца Tr. kutaissiana osterloffi. Обозначения как на рис. 4

Рис. 7. II ногочелюсть: *А* — кутаисской креветки с гребневидным подобранхием; *Б* — французской креветки с зачаточным подобранхием (по Фажу).

миная раннюю стадию развития этого органа у kutaissiana, обладающего во взрослом состоянии мощным рострумом (рис. 3, *А*). Сюда же относится и редукция подобранхия на II ногочелюсти у французской креветки (рис. 7, *Б*), развитие которого не идет дальше его первоначального, слабо дифференцированного зачатка, в то время как у остальных подвидов он достигает полного развития, образуя крупный гребневидной формы орган [14] (рис. 7, *А*).

Как известно, пещерные креветки слепы: от всего зрительного аппарата у них сохраняются лишь зрительные ганглии [11]. То обстоятельство, что даже при жизни креветок на свету подавляющее большинство личинок вылупляется без каких-либо признаков глаза, дает нам основание считать, что редукция глаза здесь дошла до полного выпадения его первых зачатков из онтогенеза. Однако иногда у некоторых из этих развившихся на свету личинок наблюдается на кончиках глазных стебельков глазной пигмент, а в весьма редких случаях и другие элементы глаза, указывающие на более высокую ступень развития глаза. Развитие

глазного пигмента наблюдается и у взрослых при содержании их на свету (рис. 3). Отсюда следует, что редукция дистальной части зрительного аппарата креветки не является вполне завершившимся процессом для всей кутаисской популяции в целом. Не исключается возможность, что в других популяциях, находящихся на более ранних этапах регрессивного развития органов зрения, личинки с более развитыми глазами являются обычными. Однако, как бы высока ни была степень развития глаз у личинок, существование их не простирается дальше ларвального периода, поскольку все рачки, вступившие в постларвальный период своей жизни, как сказано, лишены всей дистальной части зрительного аппарата. Следовательно, если даже в тех или иных случаях личинки вылупляются с более полным выражением элементов сложного состава глаза, то рано или поздно дальнейшее развитие их прерывается и они, подвергаясь инволюции, исчезают бесследно. Таким образом, мы имели бы здесь случай полной редукции органа путем абревиации, завершаемой инволюцией.

Другим случаем полной редукции является редукция вооружения рострума (рис. 3), т. е. зубцов, сидящих в том или ином количестве преимущественно на его верхней стороне. Очень сильно вооружен рострум у Tr. schmidti schmidti Dorm., на котором количество зубцов доходит до 40. У kutaissiana их значительно меньше, а у двух абхазских подвидов и у французского Tr. schmidti inermis рострум совершенно лишен зубцов, и они в онтогенезе вовсе не закладываются. По этой же причине у inermis и у абхазских форм количество мастигобранхий значительно меньше, чем у кутаисской (рис. 2).

Из изложенного видно, что редукция органов в онтогенезе пещерных креветок идет различными путями и может быть сведена на основании только что приведенного материала к семи типам. Однако, различая их онтогенетически, мы в то же время легко можем представить себе переход одного типа редукции в другой в процессе филогенеза. Редукция, начавшаяся у предков с абревиации на поздних стадиях онтогенеза, у потомков может дойти до абревиации на начальных стадиях, вследствие последовательного распространения ее на все более ранние стадии в ходе филогенеза. В дальнейшем дело может дойти до полного недоразвития органа путем абревиации на самой начальной стадии закладки зачатка, а затем и полного выпадения его из онтогенеза. Тот же результат может получиться и путем инволюции, недоразвившегося в той или иной степени, вследствие абревиации, органа. Что касается ретардации, то, как уже было отмечено, при распространении диапаузы на финальные стадии онтогенеза развитие редуцирующегося органа не пойдет дальше первоначальной его закладки. Очевидно, что подобные случаи мы будем рассматривать уже не как ретардацию вследствие диапаузы, а как абревиацию на начальных стадиях. Легко представить себе также переход в ходе филогенеза прогрессирующей ретардации в абревиацию в результате дальнейшего замедления темпов роста вплоть до полного замирания их на более ранних постларвальных стадиях.

Если подойти к описанным явлениям редукции с точки зрения состояния редуцирующихся органов у взрослых рачков, то мы увидим, что в одних случаях конечным результатом онтогенеза является тот или иной рудимент этих органов, а в других — их полное исчезновение. Это вполне совпадает с результатами рудиментации и афанизии Северцова, но по ходу самого процесса редукции последние отличаются от всех описанных выше случаев. Исходя из этого, мы при наличии рудимента в результате онтогенеза будем говорить о частичной редукции или частичном недоразвитии, при отсутствии же его — о полной редукции или полном недоразвитии. По Северцову при рудиментации эмбриональный зачаток с самого начала закладывается уменьшенным, тогда как во

всех случаях неполной редукции у пещерной креветки зачаток редуцирующегося органа имеет нормальные размеры и развитие его до определенной стадии идет нормально. Оба эти момента характерны для афанизии, однако при последней редуцирующийся орган в течение известного периода эмбриональной или постэмбриональной жизни выполняет ту или иную полезную функцию, после чего он дегенерирует и исчезает бесследно. У пещерной креветки, как при полной, так и при неполной редукции, мы имеем дело с органами, утерявшими свое биологическое значение в результате перехода к подземной жизни и в связи с этим ставшими на путь регресса. Предполагаемый нами случай более высокого развития личиночного глаза с последующей полной дегенерацией его можно было бы отнести к афанизии, если бы мы не имели дела с органом, явно бесполезным в условиях пещерной жизни.

С другой стороны, в настоящее время нам хорошо известны случаи редукции, происходящие по промежуточному типу между рудиментацией и афанизией. Этот тип установлен Д. М. Федотовым у самок зимней пяденицы при редукции их крыльев, развитие которых «идет долгое время нормально, как полагается при афанизии, но кончается не атрофией органа, а сохранением его в редуцированном состоянии, что полагается при рудиментации» [6, 7]. У самок чехлоноски Fumea редукция крыльев совершается по этому же типу, с той только разницей, что в результате онтогенеза крылья сохраняются в значительно более редуцированном виде. По Ежикову [2], редукция здесь осуществляется в два приема: 1) путем недоразвития зачатка крыла у куколки вследствие прекращения клеточных делений в зачатке и 2) путем дегенерации большей части крыла на более поздних стадиях развития куколки. У другой чехлоноски — Pachytelia unicolor, по описанию Д. М. Федотова [8], развитие зачатка крыла останавливается на ранней стадии вследствие прекращения большей части клеточных делений и гистологической дифференцировки зачатка; к моменту окукления зачаток этот подвергается полной дегенерации и исчезает нацело. Таким образом, в первых двух случаях имеет место абревиация с частичной инволюцией, тогда как в последнем случае, абревиация завершается полной инволюцией, и притом на более ранней стадии.

Как уже видно из изложенного весьма небольшого материала, способы редукции органов в онтогенезе весьма многообразны и уклоняются во многих отношениях от принимаемых Северцовым афанизии и рудиментации, являющихся первыми прочно установленными на основе учения о филэмбриогенезах типами редукции органов в онтогенезе; но таких типов мы в настоящее время знаем значительно больше. В общем они сводятся к тем основным процессам в онтогенезе редуцирующегося органа, которые были описаны выше в приведенных примерах как наших, так и других авторов. Замедление развития, или ретардация, остановка развития, или абревиация, на определенной стадии с выпадением всех последующих стадий, обратное развитие, или инволюция, уменьшение размеров зачатка, полное выпадение его из онтогенеза — таковы те изменения онтогенеза, которые либо сами по себе, либо в том или ином сочетании друг с другом обусловливают частичную или полную редукцию органа.

Говоря о ретардации, мы должны отметить, что, проявляясь у пещерной креветки в своеобразной форме диапаузы и прогрессирующего замедления темпа роста, она в других случаях выражается в запаздывании закладки органа, что является более типичным и соответствует первоначальному пониманию термина «ретардация» как одного из случаев гетерохронии (Геккель, Haeckel; Менерт, Mehnert). Что касается абревиации, то мы применяем этот термин в смысле Менерта [17] (выделив отсюда инволюцию) как укорочение и упрощение развития в результате остановки развития и роста не только на конечных стадиях

(абревиация по Матвееву, отрицательная анаболия по Северцову), но и на средней и начальной стадиях (отрицательный архаллаксис по Северцову). При абревиации необходимо отличать случаи, когда эмбриональный зачаток редуцирующегося органа закладывается не уменьшенным и его развитие до абревиации идет нормально, от таких случаев, когда зачаток закладывается уменьшенным и остается таковым и на последующих стадиях своего развития. Это соответствует рудиментации Северцова, «которая совершается путем параллельного действия уменьшения величины зачатков редуцирующегося органа в начальных стадиях морфогенеза (отрицательный архаллаксис через уменьшение) и выпадения конечных стадий онтогенеза (отрицательный архаллаксис через выпадение)» [5]. Во всех этих случаях мы имеем частичную редукцию, так же как и в случаях последовательного действия абревиации и частичной инволюции. Наконец, абревиация, сочетаясь с полной инволюцией, ведет к полной редукции, причем в одних случаях редуцирующийся орган ни на одной из стадий своего развития не несет какой-либо явной полезной функции, тогда как в других случаях он бывает полезен животному до известной стадии, после которой подвергается полной инволюции. В последних случаях мы имеем тот вид редукции органов, который Северцов называет афанизией. Наряду с этим полная редукция осуществляется и таким путем, при котором эмбриональный зачаток редуцирующегося органа не закладывается и таким образом совершенно выпадает из онтогенеза.

Если мы дополним приведенные в табл. 1 типы редукции данными других авторов, упомянутых в предыдущем изложении, то получим табл. 2.

Таблица 2

| | | |
|---|---|---|
| I | Ретардация:<br>1) путем диапаузы,<br>2) прогрессирующая,<br>3) путем запаздывания в закладке органа | Частичная редукция |
| II | Абревиация на начальных, средних или конечных стадиях онтогенеза:<br>1) нормально закладывающегося и развивающегося органа,<br>2) первично уменьшенного в закладке органа (рудиментация Северцова) | |
| III | Абревиация на разных стадиях с частичной инволюцией (промежуточные типы редукции по Федотову) | |
| IV | Абревиация на разных стадиях с полной инволюцией:<br>1) нормально развивающегося и функционирующего до определенной стадии органа (афанизия Северцова),<br>2) нормально развивающегося, но не несущего никакой явной функции органа | Полная редукция |
| V | Полное выпадение первых зачатков органа из онтогенеза | |

Само собой разумеется, что табл. 2 ни в какой мере не претендует на полный охват и классификацию всех типов изменений онтогенеза, ведущих к редукции органов. От разрешения подобной задачи мы еще весьма далеки, поскольку, несмотря на огромное значение явлений регрессивного развития для эволюционной теории они изучены пока весьма недостаточно. По существу, в данной области пока сделаны лишь первые шаги. При этом имеющимися достижениями мы обязаны в весь-

ма значительной мере советским биологам и среди них в первую очередь А. Н. Северцову, заложившему прочную основу строго научной трактовки проблемы редукции с дарвинистических позиций.

### Литература

1. Бирштейн Я. А., О пещерных креветках Абхазии, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 1939.— 2. Ежиков И. И., О некоторых закономерностях редукции органов, ДАН СССР, т. 32, № 1, 1941.—3. Матвеев Б. С., Об эволюции кожных покровов позвоночных животных, Бюлл. Н.-и. ин-та зоологии МГУ, 1935.— 4. Матвеев Б. С., О принципе заимствования при развитии органов, Зоологический журнал, т. XI, вып. 2, 1932.—5. Северцов А. Н., Морфологические закономерности эволюции, Изд. АН СССР, 1939.— 6. Федотов Д. М., Современное состояние проблемы редукции органов, Успехи совр. биол., т. XIII, 1940.—7. Федотов Д. М., Явления редукции органов в онтогенезе зимней пяденицы Operophthera brumata, Сб. пам. А. Н. Северцова, т. II, ч. 1, 1940.— 8. Федотов Д. М., Постэмбриональное развитие и регресс чехлоноски Pachytelia unicolor Hufn., Изв. АН СССР, Отд. биол. наук, № 6, 1945.— 9. Шмальгаузен И. И., Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, Изд. АН СССР, 1938.— 10. Шмальгаузен И. И., Пути и закономерности эволюц. процесса, Изд. АН СССР, 1939.—11. Юзбашьян С. М., О редукции органов зрения у пещерных креветок, Сообщ. Груз. фил. АН СССР, т. I, № 4, 1940.—12. Юзбашьян С. М., О редукции некоторых органов у пещерных Atyidae, Тр. Зоол. сект. Груз. фил. АН СССР, т. III, 1940.— 15. Юзбашьян С. М., О подвигах и внутривидовой диференциации у Troglocaris kutaissiana Sad., Сообщ. АН Груз. ССР, т. II, № 10, 1941; т. III, № 2, 1942.—16. Fage L., Troglocaris schmidti subsp. nova inermis, Arch. de zool. expérim. et générale, t. 78, 1937.— 17. Mehnert E., Biomechanik erschlossen aus d. Prinzip der Organogenese, Jena, 1898.

## ON THE PROBLEM OF THE TYPES OF ORGAN REDUCTION IN ONTOGENESIS

**S. M. JUSBASHIAN**

**The Pushkin Training College of Tbilisi**

### Summary

The author presents a brief description of different types of organ-reduction in a shrimp Troglocaris kutaissiana Sadowsky, dwelling in caves of Western Georgia. The subspecies of this form, like those of the European shrimp Tr. schmidti Dorm., differ only in the extent of regressive development of a number of organs. Following types of organ reduction can be distinguished in Tr. kutaissiana Sadovsky: 1) retardation in the development of the posterior pairs of pereiopods; 2) abbreviation at the early stages of development of the rostrum and at the late stages of development of the sexual appendage in males; 3) involution due to a complete failure of formation of the eye anlage in some subspecies; 4) reduction in size of the first anlage of the organs undergoing reduction — eyes and the rostral spines in other subspecies.

The materials presented in the present paper, in agreement with the data obtained by other authors and pertaining to other animals, supply new evidence in favour of the existence of a great diversity of modes of organ reduction in ontogenesis, some of which are different in many respects from the two modes — rudimentation and aphanisy — that had been established initially by A. N. Severtzoff.

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 3

# О ЛАНДШАФТНЫХ ТИПАХ ТУЛЯРЕМИЙНЫХ ОЧАГОВ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ РСФСР

Н. Г. ОЛСУФЬЕВ

Сектор паразитологии и медицинской зоологии (зав.— акад. Е. Н. Павловский) и Туляремийная лаборатория (зав.— проф. Л. Хатеневер) Института эпидемиологии, микробиологии и инфекционных болезней (дир.— проф. В. Д. Тимаков) АМН СССР

В центральных областях европейской части РСФСР туляремийная инфекция впервые была обнаружена в 1928 г. (бассейн р. Оки). В последующие годы различными исследователями (Хатеневер, Вольферц, Синай, Славин, экспедиция ВИЭМ под руководством Здродовского и Воскресенского) и местными туляремийными станциями были накоплены значительные данные о распространении этой инфекции в пределах указанных областей, ее эпизоотологии и эпидемиологии.

Все материалы, а также наши собственные исследования в южной части Московской области (Михневский район), проведенные в период 1938—1941 гг. и возобновленные в 1946 г., дают основание сделать некоторые обобщения по поводу типологических особенностей выявленных здесь очагов туляремийной инфекции и позволяют высказать общую гипотезу об условиях их существования.

Идея типизации туляремийных очагов принадлежит А. Максимову (доклад на туляремийном совещании 1946 г.), разработавшему эпидемиологические материалы по РСФСР. Им показано, что определенным ландшафтным зонам свойственны свои типы эпидемических вспышек, что обусловливается многими причинами, в том числе видовым составом массовых грызунов — носителей инфекции, сроками развития среди них эпизоотии, преобладающими формами контакта с ними людских контингентов и т. д. Он различает южный (мышиный), центральный (полевочный) и пойменный (крысиный) типы очагов.

Эту идею нужно считать плодотворной, но она несомненно нуждается в дальнейшей разработке. Так, наряду с выяснением особенностей проявления туляремии на людях (т. е. условий их заражения) в разных типах очагов, совершенно необходим детальный анализ структуры самих очагов, понимая под этим изучение совокупности условий (животные-носители, переносчики, формы контакта между ними, общие экологические условия и т. д.), которые позволяют возбудителю туляремии существовать (циркулировать) неопределенно долгое время в том или ином типе ландшафта. Могут быть намечены также другие типы очагов, не предусмотренные схемой Максимова.

В условиях средней полосы РСФСР мы различаем три типа очагов, связанных с наиболее распространенными здесь ландшафтами: 1) луго-полевой, 2) пойменно-долинный и 3) лесной.

## Луго-полевой тип

Очаги луго-полевого типа имеют наибольшее территориальное распространение, занимая лишенные леса междуречные пространства. По своему генезису они, несомненно, представляют собой северный вариант очагов степного типа. Для очагов луго-полевого типа характерны заболевания туляремией, связанные с запоздалым (зимним) обмолотом

скирд или зимне-весенним использованием продуктов урожая (переборка соломы, корнеплодов и т. д.). В очагах этого типа ведущую роль в распространении инфекции играет серая полевка. Она крайне восприимчива к туляремии, болеет остро и в большинстве случаев погибает с массивной бактериемией. Последнее обстоятельство имеет большое значение в механизме распространения туляремии.

Передача инфекции среди полевок осуществляется разными способами, но ведущее значение в ее распространении, особенно в летнее время, имеют различные наружные паразиты полевки, и среди них клещ Dermacentor pictus Herm. (Олсуфьев [9]). Этот клещ довольно обычен в Московской (южная часть), Рязанской, Тульской, Орловской и других областях средней полосы РСФСР, но распространение его имеет мозаичный характер. Он обитает на кочковатых лугах, вырубках, лесных опушках и других экологически близких стациях. Личинки и нимфы этого клеща паразитируют летом на грызунах (главным образом на полевках) и насекомоядных (землеройках, куторах). Они охотно и в больших количествах выкармливаются на водяных крысах, если последние заселяют берега водоемов, смежные с суходольными лугами. Взрослые клещи в весенний период выкармливаются на крупном рогатом скоте, овцах, лошадях и некоторых диких животных — зайцах, лисицах, волках и др. В условиях эксперимента нами (Олсуфьев и Толстухина [12]) доказано, что этот клещ хорошо передает туляремийную инфекцию в нимфальной и взрослой стадиях своего развития. Кроме того, путем полевых наблюдений нами установлено, что в летнее время нимфальная стадия этого клеща является важным агентом распространения туляремии среди полевок.

Существенными передатчиками туляремии могут быть также вши, паразитирующие на грызунах. На полевках в весеннее и позднеосеннее время (зима не прослежена) в большом количестве встречаются вши Hoplopleura acanthopus Burm., которые сравнительно легко осуществляют передачу туляремийной инфекции от больной полевки здоровой (Олсуфьев [9]).

Блохи, паразитирующие на грызунах и в частности на полевках, также могут быть переносчиками туляремии. Их роль повышается в холодное время года, когда в силу низких температур туляремийный микроб довольно долго удерживается в их организме. Например, в наших опытах с весьма распространенной блохой полевки Ctenophthalmus assimilis отдельные экземпляры этого вида блохи оставались инфицированными до 150 суток при температуре +3° С. Наоборот в летнее время, благодаря высоким окружающим температурам, туляремийный микроб исчезает из организма блохи через немногие сутки (например при температуре 23—26° С за 3 суток), и в этих условиях роль блох как передатчиков туляремии становится минимальной.

Эти данные, впрочем, нуждаются еще в дальнейшей проверке в полевых и лабораторных условиях и с разными видами блох.

Роль гамазовых клещей в распространении туляремийной инфекции среди грызунов продолжает оставаться неясной.

Обилие и разнообразие эктопаразитов, а также их способность быстро менять своих хозяев в случае гибели последних, делают их весьма важными агентами распространения туляремии среди полевок.

Наряду с эктопаразитами существенное значение в передаче туляремии играет каннибализм, довольно распространенный среди полевок и некоторых других видов грызунов. На это указывают прямые наблюдения в закрытых стациях (скирды, ометы), а также опыты Воскресенского [1] в садках. Полевки подгрызают трупы павших туляремийных полевок и при этом заражаются. В летнее время передача туляремии этим путем ограничивается тем, что трупы быстро разлагаются и туляремийный микроб погибает, тогда как в прохладное время года, особен-

но зимой, когда замороженные трупы могут сохранять свою инфекциозность неопределенно долгое время, этот путь, несомненно, может иметь очень большое значение для циркуляции возбудителя в закрытых и открытых стациях.

Могут быть и другие пути передачи, например, через инфицированный корм, гнездовую подстилку и т. д.

Течение эпизоотии среди полевок представляет собой весьма сложное явление, особенно на фоне резких колебаний численности полевок, сезонных и многолетних. Неоднократно выявлялись туляремийные эпизоотии в зимнее время в скирдах и ометах, которые легко доступны для наблюдения. Эпизоотии в них обычно развиваются бурно, охватывая до 50% и больше поголовья полевок. Что касается течения эпизоотий в открытых стациях (на полях, лугах, опушках и т. д.) в летнее и особенно в зимние время, то тут наши знания совершенно недостаточны. Ряд фактов заставляет предположить, что в зимнее время туляремия распространяется среди полевок под снегом. Полевки в зимнее время переходят к подснежному существованию, устраивая в толще снега гнезда и прокладывая в нем ходы. Возбудитель туляремии, очевидно, передвигается с мигрирующими больными полевками, передается от полевки к полевке и в конце концов достигает закрытых стаций. Но темпы этих передвижений, условия, им способствующие, а также расстояния, которые возбудитель может преодолеть, распространяясь из своих летне-осенних резерваций, остаются невыясненными.

Наш опыт показал, что распространение туляремийной инфекции в летнее время в открытых стациях можно изучать двояким способом: 1) прямым методом — исследованием грызунов и их паразитов, особенно нимф D. pictus, и 2) косвенным методом — исследованием взрослых клещей D. pictus, собранных весной на лугах. Последний метод является ретроспективным. Если на том или ином участке луга имела место летняя эпизоотия туляремии среди грызунов, то в последующие два-три года клещи, собранные в местах прошедшей эпизоотии, окажутся зараженными туляремийным микробом. Объясняется это хорошей приживаемостью Bact. tularense в клещах и долговечностью последних.

Подобного рода весьма подробное обследование было нами произведено весной 1940 г. на лугах населенного пункта Самороково Михневского района Московской области спустя почти два года после прошедшей там туляремийной эпизоотии на полевках (июль — август 1938 г.). Всего было собрано и исследовано 11 378 клещей, и выделено из них 44 культуры Bact. tularense. Зараженные клещи встречались на многих участках: а) прилегающих к речке или «бочагам» [1], обитаемых водяной крысой и серой полевкой и б) удаленных от речки на 1—2 км и больше кочковатых и пнистых лугах или по лесным опушкам, населенных преимущественно серой полевкой. Зараженные клещи, распределялись неравномерно, мозаично. Встречались участки, на которых зараженные клещи не были обнаружены совершенно или их было мало, и, наоборот, на некоторых участках отмечалось повышенное количество зараженных клещей. На одном из участков было обнаружено 6% зараженных клещей. Однако для всех участков средний процент оказался равным 0,4%.

Специальные многолетние наблюдения в том же населенном пункте, проведенные нами в сопоставлении с численностью грызунов и движением среди них туляремийной инфекции, дали основание заключить, что клещ D. pictus может служить длительным хранителем Bact. tularense в межэпизоотические периоды, охватывающие несколько лет. Так, к весне 1939 г. в Московской области, как и во многих других областях средней полосы РСФСР, произошло катастрофическое вымы-

[1] Остаточные водоемы в пересохшем русле речки.

В литературе за последнее время поднят вопрос о возможности поддержания очаговости туляремии через посредство латентных или хронических форм инфекции у грызунов (Карпов, Комарова и Середина [7], Некипелов [8]). Однако применительно к полевкам и разбираемому нами типу очага этот вопрос не может считаться разрешенным. В экспериментах по передаче инфекции через блох нами наблюдались латентные формы туляремии у полевок и белых мышей. Но справедливость требует заметить, что пока нет никаких экспериментальных доказательств того, что такие формы могут перейти в острую манифестирующую форму, способную стать источником инфицирования других грызунов или их эктопаразитов. Вопрос этот должен считаться открытым.

Точно так же мы воздерживаемся от оценки роли других видов грызунов или насекомоядных (полевая мышь, крот, землеройка и др.) в поддержании туляремийной инфекции в межэпизоотический период, так как этот вопрос совершенно не изучен.

## Пойменно-долинный тип

Пойменно-долинные очаги имеют интразональное распространение. Они приурочены к берегам и прилегающим к ним пойменным лугам вдоль речек, от самых маленьких, типа ручьев, до крупных водных магистралей. Сюда же должны быть отнесены побережья мелких и крупных озер. Ведущую роль в поддержании туляремийной инфекции здесь играют водяная крыса и местами, быть может, заяц-русак.

Водяная крыса весьма восприимчива к туляремии, болеет остро и погибает обычно с громадным количеством туляремийных микробов в крови. Последнее обстоятельство важно для их дальнейшего распространения. Чувствительность зайца-русака к туляремии не выяснена.

Для рассматриваемого типа очага характерны трансмиссивные и отчасти промысловые (связанные с охотой на крысу) заболевания людей. Возможны также водные заражения в результате употребления воды из инфицированных стоячих или слабо-проточных водоемов.

Передача инфекции от больной водяной крысы к здоровой осуществляется различными путями. Прежде всего необходимо отметить кровососущих двукрылых, значение которых в распространении туляремии в этом типе очага, несомненно, весьма существенно. В этой группе наибольшее значение имеют комары, но некоторое участие могут принимать мелкие виды слепней (Chrysops, Chrysozona и др.), а также, возможно, еще очень мало изученные в этом отношении мошки (Simuliidae) и мокрецы (Heleidae).

Комары (Aëdes и некоторые другие), по нашим данным (Олсуфьев [10]), легко инфицируются на больных туляремией, особенно на агонирующих водяных крысах, и в течение одной-двух недель и больше способны затем уколами заражать здоровых животных. Удавалось получить заражение водяных крыс, полевок, зайца (Lepus tolai) и белых мышей немногими уколами одного-двух комаров.

Сделанные за последнее время находки инфицированных комаров в природе во время трансмиссивных заболеваний на людях в Московской области (Федченко), в Западной Сибири (Карпов [5]) и в других местах, вместе с вышеприведенными экспериментальными данными полностью доказывают участие комаров в распространении туляремии среди людей и грызунов. Повидимому особенно тесно связан с местами обитания водяной крысы комар Aëdes cinereus, и в дальнейшем изучении на него следует обратить особое внимание.

Известную роль в передаче туляремии от крысы к крысе могут играть вши Hoplopleura sp. (prope acanthopus Burm.), блохи, в частности Ceratophyllus walkeri и, быть может, некоторые виды клещей гамазид. Через посредство перечисленных эктопаразитов удавалось получить заражение водяных крыс экспериментально [2, 3, 4].

Что касается пастбищных клещей, и в частности Dermacentor pictus, то в условиях центральных областей РСФСР они в поймах крупных рек отсутствуют. Клещ не выдерживает длительных затоплений, которые действуют на него губительно. В долинах мелких речушек и особенно их верховьях, клещи встречаются, но лишь в тех случаях, если весенний паводок на них кратковременен.

Туляремийная инфекция может, очевидно, распространяться среди водяных крыс через поедание трупов себе подобных (каннибализм) или других видов грызунов. Следовало бы поставить проверочные опыты, а также выяснить минимальные смертельные дозы заражения per os.

Несомненно, важное значение в поддержании туляремийных эпизоотий среди водяных крыс имеет вода. В этом отношении наша точка зрения вполне совпадает с мнением Некипелова [8]. Возможно, что вода в отдельных случаях служит длительным резервуаром этой инфекции в межэпизоотийные периоды. Существование туляремийных микробов в воде в течение нескольких месяцев общеизвестно. В условиях пойменного очага вода, быть может, играет ту роль, которую в очагах луго-пойменного типа выполняют клещи.

В итоге уже сейчас, несмотря на неполноту наших знаний, можно наметить следующие существенные различия в путях циркуляции инфекции в луго-полевом и пойменно-долинном очагах. Для первого типа очага имеют большое значение пастбищные клещи (D. pictus), тогда как для второго типа очага их значение нулевое. В пойменных очагах существенную роль в передаче играют кровососущие двукрылые и, вероятно, вода, тогда как в луго-полевом очаге они не имеют значения.

Течение туляремийной эпизоотии среди водяных крыс на протяжении года или нескольких лет, охватывающих циклы размножения этих грызунов, изучено очень слабо. Повидимому, оптимальным периодом для распространения инфекции является весенний паводок, во время которого крысы концентрируются на ограниченных участках незатопленной суши или на древесно-кустарниковой растительности.

В летнее время напряженность эпизоотии среди крыс, очевидно, возрастает к середине или концу лета (июль — август), о чем можно судить по сезонности проявления заболеваний на людях при заражении через комаров. Эти явления, несомненно, развиваются параллельно.

О распространении туляремии среди водяных крыс зимой положительно ничего неизвестно.

Возможность поддержания очаговости туляремии на крысах посредством латентных или хронических форм, равно как и предполагаемая роль воды должны быть подвергнуты специальному изучению.

## Лесной тип

Рассмотрим лесной тип очага. Леса имеют в средней полосе РСФСР широкое распространение, особенно в северных ее частях. Изучение леса как вероятного места локализации туляремийной инфекции пока едва лишь наметилось. На возможность существования этой инфекции в лесу указывают следующие факты. В Московской области известны отдельные случаи заболевания людей туляремией в результате посещения леса; иногда заболевания связывались с укусами клещей (Славин). В 1938 г. туляремия была обнаружена у белки, добытой в лесу (Воскресенский [1]). Нами в одном случае весной 1940 г. обнаружены в Московской обл. спонтанно зараженные Bact. tularense клещи Ixodes ricinus, которые являются типичными лесными обитателями. Этот вид клеща, в отличие от D. pictus, очень охотно присасывается к людям, и надо полагать, что те случаи заболеваний, о которых говорилось выше, если только они действительно были клещевого происхождения, скорее всего связаны с укусами клеща Ixodes ricinus. Рыжая лесная полевка и лесная мышь — весьма восприимчивы к туля-

ремии и в условиях эксперимента гибнут от нее наравне с обыкновенной полевкой. Характерный обитатель наших лесов — заяц-беляк, надо полагать, также восприимчив к туляремии.

Помимо клещей Ixodes ricinus, в передаче туляремийного возбудителя в лесу могут принимать деятельное участие комары Aëdes, которых в первой половине лета местами бывает очень много.

Следует отметить, что не во всех типах леса может предполагаться наличие очагов туляремийной инфекции. Наибольшего внимания заслуживают широколиственные и отчасти смешанные леса, характеризующиеся относительно большим разнообразием и обилием грызунов. С этими лесами связан обитанием и клещ Ixodes ricinus. Наоборот, хвойные леса таежного типа, вероятно, свободны от туляремии вследствие бедности их грызунами и отсутствия подходящих переносчиков.

## Заключение

Разобранные нами выше типы очагов не представляют собой каких-то замкнутых систем, изолированных друг от друга. В природной обстановке мы видим, что ландшафты, с которыми связаны очаги того или иного типа, чередуются или тесно переплетаются между собой. Тем самым создается сложная мозаика распределения очагов разных типов. Последние, имея потенциальные возможности к длительному самостоятельному существованию, вместе с тем тесно связаны друг с другом и, несомненно, периодически взаимно обмениваются инфекцией. Обмен осуществляется либо через мигрирующих грызунов, либо через их эктопаразитов. Это обстоятельство делает очаги более устойчивыми.

Наиболее динамична численность грызунов (полевки) в луго-полевом ландшафте, относительно более стабильна — в пойме (водяная крыса) и в лесу (лесные мышевидные, заяц, белка) (Наумов, 1945).

Резкая депрессия численности полевки, обычно наблюдающаяся после года ее массового размножения, сопровождается полным исчезновением в ее популяции туляремийной инфекции. При восстановлении поголовья полевки обратное поступление инфекции в грызунов в этом типе очага возможно из клещей, а при их отсутствии — из смежных пойменных очагов или, возможно, из леса, где инфекция имела возможность пережить этот неблагоприятный период, благодаря более стабильной численности грызунов.

Наоборот, в годы крупных эпизоотий в луго-полевом очаге инфекция имеет возможность широко проникать в смежные пойму и лес.

Следовательно, в различные годы, в зависимости от численности грызунов и степени распространения среди них туляремии, очаги территориально могут расширяться или сужаться. В этом отношении наиболее динамичны очаги луго-полевого типа.

Мы не затрагиваем здесь вопроса о влиянии хозяйственной деятельности человека на жизнь тех или иных очагов. Это влияние может быть огромным. Но этот вопрос нуждается в самостоятельном рассмотрении.

В заключение следует подчеркнуть, что еще многие стороны жизни рассмотренных нами типов очагов остаются неясными. Нами набросана лишь общая схема, которая нуждается в доработке и уточнениях.

## Выводы

1. В пределах средней полосы РСФСР могут быть намечены три типа туляремийных очагов: луго-полевой, пойменно-долинный и лесной. Эти очаги приурочены к соответствующим одноименным ландшафтам. Самостоятельное существование первых двух типов очагов не вызывает сомнений, тогда как лесной тип очага мало изучен.

2. Каждый тип очага характеризуется своими особенностями, зависящими от массовых видов грызунов — носителей инфекции, переносчи-

ков-членистоногих (насекомых и клещей), экологической обстановки и т. д. Каждому типу очага соответствуют свои преобладающие формы туляремийных заболеваний людей (по источникам заражения).

3. Дальнейшее углубленное изучение статики и динамики разбираемых типов очагов позволит уточнить все их особенности, на этой основе разработать методику туляремийных прогнозов и дополнить систему противотуляремийных мероприятий.

### Литература

1. Воскресенский Б., О работе туляремийной экспедиции ВИЭМ, Тр. Всес. конференции микробиологов, эпидемиологов и инфекционистов, 1940.— 2. Голов Д., К вопросу о роли вшей водяной крысы в эпидемиологии туляремии, Тезисы докладов Всеросс. конференции микробиологов, 1934.— 3. Голов Д. и Тифлов В., К вопросу о роли блох водяной крысы вида Ceratophyllus walkeri в эпидемиологии туляремии, там же.— 4. Гржебина И., К выяснению роли клещей в эпидемиологии и эпизоотологии туляремии в Ростовской области, Изв. Аз-Черн. кр. ин-та микробиологии и эпидемиологии, № 17, 1939.— 5. Карпов, Комарова и Середина, Причины эпидемичности туляремии, ЖМЭИ, № 12, 1941.— 6. Карпов, Попова, Слинкина, Чернышева, Рязанцев, Эпидемиология одной трансмиссивной вспышки туляремии, ЖМЭИ, № 7—8, 1943.— 7. Максимов А., Основные типы туляремийных очагов в РСФСР, их характеристика и географическое распространение, Тезисы доклада на туляремийном совещании 1946 г.— 8. Некипелов Н., Эпизоотология туляремии в средней полосе Европейской части РСФСР, Дисс. на степень канд. биол. наук, 1943.— 9. Олсуфьев Н., Роль наружных паразитов в распространении туляремии в очаге средней полосы РСФСР, Арх. биологических наук, № 11, 1940.— 10. Олсуфьев Н., Роль комаров в передаче туляремийной инфекции диким грызунам, птицам и домашним животным, Тр. Воен.-мед. акад. им. Кирова, т. XXV, 1941.— 11. Олсуфьев Н., Паразитология туляремии, Глава в руков. «Туляремийная инфекция», под ред. проф. Хатеневера, 1943.— 12. Олсуфьев Н. и Толстухина Е., Клещ Dermacentor pictus как переносчик и длительный резервуар туляремийной инфекции, Арх. биологических наук, т. 63, вып. 1—2, 1941.— 13. Олсуфьев Н. и Толстухина Е., К выявлению туляремийных очагов методом исследования пастбищных клещей, рукопись, 1946.

## THE LANDSCAPE TYPES OF TULAREMIA ENDEMIC OCCURRENCE IN THE MIDDLE ZONE OF RSFSR

**N. G. OLSUFJEV**

**The Department of Parasitology and Medical Zoology (Chief: E. N. Pavlovsky, Member of the Academy) and the Laboratory of Tularemia (Chief: prof. L. Khatenever) of the Institute of Epidemiology, Microbiology and Infectious Diseases (Director: prof. V. D. Timakov) of the Academy of Medical Sciences of USSR**

### Summary

1. Three types of endemic occurrence of tularemia can be distinguished within the middle zone of RSFSR: The field and meadow type, the valley and flooded valley type and the forest type. These types are associated with the corresponding landscapes after which the types were named. The existence of the first two types as distinct separate types is beyond doubt, while the forest type as yet is not sufficiently investigated and the distinction of this type cannot be regarded as perfectly justified.

2. Each type is characterized by its own peculiar features (structure) depending on the most abundant species of rodents — the carriers of the infection, the transmitters — arthropods (insects and mites), ecological conditions etc. Every type has its own peculiar form of tularemia affecting man (depending on the source of infection).

3. Further extensive studies of statics and dynamics of the types of endemic occurrence considered shall make it possible to establish in detail and with a great deal of precision all the peculiar features of these types, which shall provide a basis for the elaboration of the methods of prognosis of tularemia and for improvement of the existing systems of measures for control of tularemia.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 3

# ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ TOCOPHRYA INFUSIONUM

Г. И. ИЗЮМОВ

Лаборатория зоологии беспозвоночных Ленинградского государственного университета

## 1. Введение

Сосущие инфузории — Suctoria — по характеру питания занимают совсем особое положение среди других инфузорий. Обычно инфузории имеют ротовое отверстие, ведущее в глотку. На дне глотки образуются пищеварительные вакуоли, в которых и протекают пищеварительные процессы. Подобные явления у Suctoria отсутствуют. Добыча здесь высасывается посредством особых щупалец, внутри которых находятся сосательные трубочки. Литературные данные по вопросу пищеварения у Suctoria немногочисленны и противоречивы. Наиболее обстоятельна работа Пестеля (Pestel, 1931), где описывается пищеварение Dendrocometes paradoxus, и работа Нобля (Noble [2]), где описывается пищеварение Tocophrya. Не умаляя несомненных достоинств работы Пестеля, скажем лишь, что инфузория, с которой работал автор, весьма специализированная. В работе Нобля очень неубедительно описывается образование пищеварительных вакуолей у Tocophrya, т. е. делается попытка трактовать пищеварительные процессы Suctoria так же, как они описаны для Ciliata.

В нашей работе объектом изучения была выбрана Tocophrya infusionum. Наблюдения велись прижизненно в солонках и висячих каплях.

## 2. Строение Tocophrya infusionum

Сосущая инфузория Tocophrya infusionum относится к семейству Acinetidae, подклассу Suctoria. Тело весьма изменчивой формы, но у большинства экземпляров оно суживается к базальному концу. Длина тела достигает 80—120 в длину и 45—50 $\mu$ в ширину у переднего конца. Базальный конец прикрепляется к субстрату. На переднем конце находятся два пучка щупалец, длина которых у взрослых Tocophrya доходит до 50—60. $\mu$ В спокойном состоянии щупальцы совершенно прямые. Внутри каждого щупальца проходит сосательная трубочка. Сократительная вакуоль одна. Макронуклеус один, вытянутой формы, около него — маленький микронуклеус. Tocophrya infusionum живет в пресных водах с большим количеством органических веществ в среде. В природе Tocophrya попадается редко, но обычно в больших количествах.

## 3. Цикл развития Tocophrya infusionum

Tocophrya, как и все представители семейства Acinetidae, размножается внутренним почкованием. Почки образуются по одиночке. После выхода наружу почка плавает некоторое время в толще воды, а затем прикрепляется к субстрату. Реснички сбрасываются, и образуются щупальцы с сосательными трубочками. В течение первых суток своей жизни Tocophrya усиленно питается и быстро растет. Рост продол-

жается в течение пяти суток, причем на четвертые сутки жизни размеры Tocophrya достигают 2/3 нормального. В это время, т. е. в возрасте не менее трех суток, Tocophrya образует первую почку. В течение пятых, шестых, седьмых и восьмых суток Tocophrya образует по две—три почки (реже больше) ежедневно. На девятые сутки образуется обычно одна, реже две почки. На десятые сутки жизни почек не образуется, начинается вакуолизация эндоплазмы и деградация щупалец. На одиннадцатые — двенадцатые сутки своей жизни Tocophrya умирает, причем смерть происходит не от внешних причин.

Таким образом, в течение своей жизни Tocophrya образует в среднем десять — двенадцать почек. Однако от этой общей схемы цикла наблюдаются весьма значительные отступления, если изменить количество пищи. При недостаточном питании Tocophrya вообще не почкуется и живет не более семи-восьми суток. Если же бродяжку Tocophrya поместить в густую культуру Chilomonas, то наблюдается обратная картина. Образование почек начинается в возрасте двух суток, причем образуется две-три почки. В дальнейшем Tocophrya образует до двенадцати почек за сутки, причем само размножение продолжается до десяти суток. За это время образуется до семидесяти почек. Почкование прекращается на тринадцатые сутки жизни, а смерть наступает на пятнадцатые сутки жизни. Если Tocophrya пересаживать в течение ее жизни в другую среду, т. е. исключить возможное действие накопляющихся в среде продуктов обмена, то смерть наступает на шестнадцатые сутки. Это показывает, что смерть является естественной, а не происходит от измененных внешних условий или от отравления продуктами обмена, накопляющимися во внешней среде.

### 4. Пища Tocophrya infusionum и высасывание

Пищу Tocophrya составляют другие простейшие. Нам удалось констатировать высасывание различных жгутиконосцев (Chilomonas, Phacus), водорослей Protococcus и разнообразных инфузорий (Cyclidium Microthorax, Glaucoma, Oxytricha, Paramaecium). Не высасывают Tocophrya инфузорий (Stentor, Stylonichia) или жгутиконосцев (Euglena с плотной пелликулой. Усваивается добыча целиком; сперва высасываются пелликула и эктоплазма непосредственно той части добычи, к которой присосались щупальцы Tocophrya. Затем высасывается эндоплазма со всем ее содержимым. Если добыча имеет зоохлореллы или какие-либо пигменты, то они также высасываются. Последними из эндоплазмы высасываются ядро и пищеварительные вакуоли. После этого высасываются эктоплазма и затем пелликула.

Различная пища усваивается в течение различного времени. Chilomonas высасывается за 25—35 минут. Мелкая инфузория Lionotus minuta высасывается за 45—55 минут. Высасывание Paramaecium продолжается от 6 до 7,5 часов. У Chilomonas эндоплазма высасывается от 10 до 20 минут, т. е. высасывание эндоплазмы продолжается почти столько же, сколько высасывание эктоплазмы и пелликулы. Эктоплазма высасывается за 7—10 минут, пелликула от 5 до 7 минут (табл. 1). Конечно, все эти сроки зависят от внешних условий, и, как будет показано ниже, обусловлены и внутренними причинами. Приведенные данные характеризуют сроки высасывания Chilomonas при температуре в 14° С и слабо-кислом (7,1) pH. Эти условия весьма близки к оптимальным.

При употреблении в пищу Lionotus (табл. 2) эндоплазма высасывается 30—40 минут, т. е. вдвое дольше, чем эктоплазма и пелликула. Высасывание эктоплазмы продолжается около 10 минут, а высасывание пелликулы около 5 минут.

Таблица 1

**Продолжительность высасывания Chilomonas**

| № п/п | Время, через которое происходит высасывание (в мин.) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1/3 энд. | 1/2 энд. | 2/3 энд. | Эндоплазма | эктоплазма | пелликула |
| 1 | 5 | 8 | 10 | 12 | 20 | 25 |
| 2 | 6 | 10 | 12 | 15 | 22 | 28 |
| 3 | 7 | 10 | 12 | 15 | 23 | 30 |
| 4 | 5 | 7 | 8 | 10 | 20 | 25 |
| 5 | 6 | 9 | 12 | 15 | 25 | 30 |
| 6 | 5 | 8 | 10 | 13 | 20 | 25 |
| 7 | 6 | 9 | 12 | 15 | 23 | 30 |
| 8 | 7 | 10 | 12 | 15 | 23 | 30 |
| 9 | 7 | 11 | 15 | 1 | 23 | 30 |
| 10 | 7 | 11 | 12 | 15 | 20 | 25 |
| 11 | 10 | 12 | 15 | 16 | 25 | 30 |
| 12 | 10 | 12 | 15 | 20 | 25 | 35 |
| 13 | 9 | 11 | 12 | 15 | 20 | 25 |
| 14 | 11 | 13 | 15 | 20 | 25 | 30 |
| 15 | 8 | 12 | 15 | 18 | 25 | 28 |
| 16 | 10 | 12 | 15 | 20 | 25 | 35 |
| 17 | 6 | 8 | 11 | 15 | 20 | 25 |
| 18 | 11 | 13 | 15 | 20 | 25 | 30 |

Таблица 2

**Продолжительность высасывания Lionotus**

| № п/п | Время, через которое происходит высасывание (в мин.) | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | 1/3 энд. | 2/3 энд. | эндоплазма | эктоплазма | пелликула |
| 1 | 12 | 20 | 30 | 40 | 45 |
| 2 | 15 | 25 | 32 | 40 | 48 |
| 3 | 15 | 25 | 30 | 40 | 45 |
| 4 | 20 | 30 | 35 | 45 | 50 |
| 5 | 12 | 25 | 30 | 38 | 45 |
| 6 | 15 | 25 | 30 | 40 | 45 |
| 7 | 15 | 25 | 35 | 42 | 48 |
| 8 | 15 | 27 | 35 | 45 | 50 |
| 9 | 20 | 27 | 35 | 42 | 50 |
| 10 | 20 | 30 | 40 | 45 | 50 |
| 11 | 20 | 30 | 35 | 40 | 45 |
| 12 | 15 | 23 | 30 | 40 | 45 |
| 13 | 20 | 23 | 35 | 42 | 50 |
| 14 | 20 | 30 | 40 | 48 | 55 |
| 15 | 15 | 22 | 32 | 40 | 45 |
| 16 | 15 | 20 | 30 | 40 | 50 |
| 17 | 20 | 27 | 35 | 45 | 50 |
| 18 | 18 | 25 | 30 | 42 | 48 |

Высасывание эндоплазмы Paramaecium продолжается около 6 часов, эктоплазма высасывается за 25—40 минут и пелликула за 15—20 минут (табл. 3). Время, через которое происходит очередной прием пищи, в природных условиях, очевидно, очень различно. В условиях культуры, т. е. там, где пищи имеется достаточное количество, в случае питания Chilomonas прием пищи происходит через 1—1,5 часа (табл. 4), причем из этого времени около 30 минут занимает сам прием пищи, т. е. высасывание. Фактически между окончанием высасывания и началом следующего приема пищи проходит от 30 минут до часа (в оптимальных условиях).

Таблица 3

**Продолжительность высасывания Paramaecium caudatum**

| № п/п | Время, через которое происходит высасывание | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | 1/3 энд. | 2/3 энд. | эндоплазма | эктоплазма | пелликула |
| 1 | 2ч 30м | 4.15 | 5.45 | 6.10 | 6.25 |
| 2 | 3.15 | 4.40 | 6.30 | 7.05 | 7.20 |
| 3 | 2.55 | 4.35 | 6.15 | 6.55 | 7.10 |
| 4 | 2.20 | 4.10 | 5.40 | 6.20 | 6.40 |
| 5 | 2.25 | 4.15 | 5.40 | 6.15 | 6.35 |
| 6 | 2.30 | 4.20 | 5.40 | 6.00 | 6.20 |
| 7 | 2.45 | 3.55 | 5.25 | 5.40 | 6.05 |
| 8 | 3.05 | 4.45 | 6.05 | 6.35 | 7.00 |
| 9 | 2.40 | 4.05 | 5.50 | 6.20 | 6.40 |
| 10 | 2.40 | 4.00 | 5.45 | 6.05 | 7.10 |

Таблица 4

**Интервалы, через которые начинается очередной прием пищи (Chilomonas)**

| № п/п | Время, через которое начинается прием пищи | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | 1-й прием | 2-й прием | 3-й прием | 4-й прием | 5-й прием |
| 1 | 0.00 | 1.20 | 2.30 | 3.55 | 5.30 |
| 2 | 0.00 | 1.25 | 2.40 | 3.55 | 5.15 |
| 3 | 0.00 | 1.15 | 2.25 | 4.00 | 5.35 |
| 4 | 0.00 | 1.20 | 2.35 | 3.25 | 4.40 |
| 5 | 0.00 | 1.30 | 2.30 | 3.40 | 4.55 |
| 6 | 0.00 | 1.15 | 2.40 | 4.05 | 5.40 |
| 7 | 0.00 | 1.15 | 2.35 | 4.00 | 5.35 |
| 8 | 0.00 | 1.40 | 2.50 | 4.20 | 5.45 |

Все приведенные сроки меняются при изменении температуры, реакции среды и окисляемости. Но, кроме того, они зависят и от возраста инфузории. Tocophrya размножается внутренним почкованием. Бродяж-

ка не имеет ни ротового отверстия, ни щупалец и не питается. Проплавав некоторый срок, бродяжка прикрепляется к субстрату и начинает образовывать щупальцы, которые отличаются большой длиной и малым количеством. Первый прием пищи происходит через 40—60 минут после прикрепления. При наличии в среде Chilomonas, Lionotus и Paramaecium осевшая бродяжка неизменно выбирает Chilomonas. Первое высасывание продолжается 15—16 минут, т. е. вдвое скорее, чем обычно. Второе высасывание начинается через 2—10 минут после начала первого высасывания. Через 5—7 минут начинается третье высасывание (табл. 5). Таким образом, только что осевшая бродяжка высасывает одновременно несколько Chilomonas, причем высасывание идет значительно скорее, чем у взрослой Tocophrya. Второе высасывание продолжается всегда дольше, чем первое, третье дольше, чем второе, а четвертое обычно идет дольше, чем третье (табл. 6).

Таблица 5

**Время (в минутах), через которое у осевшей бродяжки начинается прием пищи**

| № п/п. | 1-й прием | 2-й прием | 3-й прием |
|---|---|---|---|
| 1 | 0 | 3 | 8 |
| 2 | 0 | 7 | 12 |
| 3 | 0 | 5 | 22 |
| 4 | 0 | 1 | 8 |
| 5 | 0 | 5 | 12 |
| 6 | 0 | 8 | 15 |
| 7 | 0 | 10 | 12 |
| 8 | 0 | 5 | 9 |

Таблица 6

**Продолжительность (в минутах) приема пищи у осевшей бродяжки**

| № п/п. | 1-й прием | 2-й прием | 3-й прием |
|---|---|---|---|
| 1 | 15 | 17 | 20 |
| 2 | 16 | 18 | 23 |
| 3 | 16 | 20 | 25 |
| 4 | 15 | 19 | 27 |
| 5 | 15 | 23 | 28 |
| 6 | 18 | 20 | 20 |
| 7 | 15 | 25 | 30 |
| 8 | 15 | 18 | 23 |

## 5. Пищеварение Tocophrya infusionum

Пищеварительные процессы Tocophrya, как, очевидно, и у всех Suctoria протекают очень своеобразно. Добыча постепенно высасывается и по особым сосательным трубочкам, расположенным внутри щупалец, поступает непосредственно в эндоплазму сосущей инфузории. Этот процесс постепенного перехода эндоплазмы, а затем и эктоплазмы добычи в эндоплазму сосущей инфузории наблюдал Пестель (1931) на Dendrocometes. Самым интересным в процессе пищеварения здесь является отсутствие пищеварительных вакуолей, т. е. в эндоплазму Tocophrya прямо непосредственно поступает чужой белок. Для выяснения вопроса, в каком виде поступает в Tocophrya содержимое высасываемой инфузории, мы предварительно подкрашивали пищу congorot и после промывки предлагали Tocophrya. При этом наблюдалась исключительно интересная картина. В том месте, где к телу окрашенной в красный цвет добычи (Glaucoma) присасывались щупальцы Tocophrya, наблюдалось постепенное посинение. Это изменение окраски, говорящее за изменение реакции плазмы добычи, за сдвиг реакции в кислую сторону, продолжалось в течение всего срока высасывания. Через 7—8 минут после начала высасывания фиолетового цвета плазма начинала поступать в эндоплазму Tocophrya. Через 15—16 минут после начала высасывания окрашенная плазма распространялась по всей эндоплазме Tocophrya, причем дальнейшее посинение ее в теле Tocophrya не наблюдалось. Реакция плазмы добычи сдвигается в кислую сторону не менее чем до pH=4,5. Однако такой pH наблюдается минут через 40 после начала высасывания, т. е. тогда, когда бóльшая часть добычи, в данном случае инфузории Glaucoma, уже высосана. Основная часть

высасывания идет при pH плазмы добычи равном 6—6,5. При этом pH высасывается почти вся эндоплазма. Когда начинает высасываться эктоплазма, pH сразу падает до 5 — 4,5.

Эти обстоятельства заставляют нас притти к выводу, что Tocophrya выпускает в эндоплазму добычи какие-то вещества, возможно, что пищеварительные ферменты, и таким образом, во всяком случае часть пищеварительных процессов идет внеклеточно. За это заключение говорят еще и следующие обстоятельства. Жгутиконосец Chilomonas содержит в своей плазме зерна парамила, диаметр которых больше, чем диаметр щупальца; следовательно, поступить в тело Tocophrya в неизмененном виде они не могут. И на самом деле наблюдается растворение этих зерен еще в теле Chilomonas, причем первыми растворяются зерна, находящиеся ближе всего к тому месту тела Chilomonas, где прикрепились щупальцы Tocophrya.

## 6. Запасные питательные вещества Tocophrya infusionum

Наиболее широко распространенным запасным питательным веществом Tocophrya является жир. Количество жира не остается постоянным, а меняется на разных стадиях цикла. Осевшая бродяжка совсем не содержит микроскопически обнаруживаемого жира. Первые следы жира в виде очень мелких (около 1 μ), сперва немногочисленных, капелек появляются в возрасте двух суток. В возрасте трех суток, когда Tocophrya образует первые почки, количество жира значительно больше, но жировые капельки имеют не более 2 μ в диаметре. В возрасте четырех и более суток имеются немногочисленные, более крупные (до 4 μ) капельки жира. К концу девятых суток количество жира начинает уменьшаться и к концу десятых суток обычно жир пропадает. Еще через сутки Tocophrya умирает. При усиленном питании, когда общая продолжительность жизни Tocophrya доходит до пятнадцати суток, накопление жира идет несколько иначе. Первые следы жира появляются к концу первых суток жизненного цикла. Исчезает жир также за сутки перед смертью, т. е. к концу четырнадцати суток. В возрасте четырех—семи суток Tocophrya при усиленном питании содержит значительное количество жира, причем отдельные жировые капли имеют 5—6 μ в диаметре. При недостаточном питании, когда Tocophrya живет всего 5—6 суток и не размножается, жир содержится в очень незначительном количестве, причем размеры капель жира не превышают 1—2 μ.

При образовании почки значительная часть жировых запасов Tocophrya (иногда половина) уходит в почку. Этот жир является одним из основных источников энергии при движении бродяжки, и очевидно, полное расходование его является необходимым условием для прикрепления бродяжки к субстрату. С другой стороны, Tocophrya не приступает к почкованию, не накопив каких-то определенных жировых запасов. После выхода почки жировые запасы восстанавливаются за счет более интенсивного приема пищи. Tocophrya, только что образовавшая почку, может высасывать двух-трех Chilomonas или мелких инфузорий одновременно, и само высасывание идет скорее.

Гликоген у Tocophrya infusionum встречается не часто, только у пяти—восьми дневных особей, и представлен мелкими зернышками по 1—2 μ в диаметре.

## 7. Дефекация

У Tocophrya, как и у всех Suctoria, отсутствует порошица, в силу чего у нее отсутствует и оформленная дефекация. Ни разу не удалось констатировать у Tocophrya и жидкой дефекации. Если Tocophrya высасывает инфузорию, накормленную тушью, то тушь также высасывает-

5*

ся, если она предварительно была очень мелко растерта. Тушь, поступившая в эндоплазму Tocophrya, не выводится наружу. Не дольше, чем через двое суток после поступления туши в эндоплазму Tocophrya, последняя умирает. Смерть здесь наступает от поступления в эндоплазму инородных тел — туши. Вполне возможно, хотя это остается пока только предположением, что смерть Tocophrya наступает от того, что продукты обмена, накапливаясь в плазме, отравляют организм.

## Выводы

1. Tocophrya выделяет внутрь добычи особые вещества, которые, повидимому, растворяют гликоген добычи. Таким образом, часть пищеварительных процессов происходит внеклеточно.

2. Полупереваренная плазма поступает по сосательным трубочкам непосредственно в эндоплазму Tocophrya.

3. Дефекация у Tocophrya не обнаружена.

4. Основным запасным питательным веществом Tocophrya является жир, количество которого меняется в зависимости от возраста и количества пищи.

5. В зависимости от возраста меняется и быстрота высасывания добычи (максимальная у осевших бродяжек) и интенсивность почкования.

### Литература

1. Collin B., Étude monographique sur les Acinetiens. Arch. zool. expér., ser. 5, v. 8, 1911; v. 51, 1912.— 2. Noble A. E., On Tocophrya lemnarum Stein (Suctoria) with an account of its buddingand conjugation, Univ. of California Publications in Zoology, v. 37, 1932.— 3. Root F. M., Reproduction and reaction to food in suctorio Podophrya collini, Arch. f. Protistenkunde, Bd. 35, 1914.

## THE DIGESTIVE PROCESSES IN TOCOPHRYA INFUSIONUM

G. I. IZIUMOV

Laboratory of Invertebrate Zoology of the State University of Leningrad

### Summary

1. Tocophrya excretes into its prey certain substances dissolving the glycogen. Thus, the digestive processes are in part extracellular.

2. Half-digested protoplasm of the prey is transferred directly into the endoplasm of Tocophrya by means of the suctorial tentacles.

3. Defecation was not observed in Tocophrya.

4. The main nutrient that is stored up in Tocophrya is fat, the quantity of which is subject to age variations and also depends on the amount of food consumed.

5. The rapidity of sucking also changes with age (it attains its maximum in sedentary buds) as also does the intensity of budding.

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 3

# О ПРОЛЕТЕ ПТИЦ В КАРЕЛИИ

О. СЕМЕНОВ-ТЯН-ШАНСКИЙ

Зоологический институт Академии Наук СССР

В течение трех лет войны на Карельском фронте я имел возможность наблюдать пролет некоторых промысловых птиц. Наблюдения касаются журавля (Grus grus), лебедя (Cygnus cygnus), гусей (главным образом казарок, но отчасти и Anser fabalis) и уток (преимущественно нырковых и крохалей). В фронтовых условиях, особенно ночью, не было возможности определять пролетные стаи до вида.

Весной 1942 г. я находился на северном побережье Повенецкой губы; осенний пролет 1942 и 1943 гг., а также весенний в 1943 и 1944 гг. наблюдались мною почти на самом водоразделе между Онежским озером и Белым морем, а осенний пролет 1944 г. на оз. Суоярви. Таким образом, наблюдения относятся к линии Балтийского пролетного пути.

За три сезона отмечено всего 28 стай гусей и казарок, общей численностью приблизительно 2300 голов. Ввиду того, что не все стаи были пересчитаны, общее число птиц получено путем умножения числа стай на среднее число птиц в стае. Уток было 30 стай, всего до 5000 голов. Кроме того наблюдалось 5 стай журавлей (около 230 голов) и 6 стай лебедей (26 голов). Весенний пролет здесь слабо выражен и за три весны отмечено только 4 стаи гусей (всего около 150 голов), одна стая лебедей в 7 голов, 1 стая журавлей и несколько стай уток, состав которых не мог быть подсчитан. В данной местности пути пролета птиц весною и осенью, повидимому, не вполне совпадают.

Величина осеннего пролета, впрочем, тоже мало соответствует представлению о пролетном пути. Возможно, что главная масса птиц летит, придерживаясь берегов более значительных водоемов, и обходит область водораздела.

Появление местовых журавлей на гнездовьях отмечалось в последней декаде апреля (30.IV.1942, 25.IV.1943, 29.IV.1944). Пролетные стаи гусей и лебедей наблюдались в первой и второй декадах мая. Ввиду того, что лебеди и гуси принадлежат к числу самых ранних перелетных птиц (на оз. Имандре, например, местовые лебеди появляются обычно в первой половине апреля, а гуси около 1 мая), самый факт столь позднего пролета доказывает, что гнездовья этих птиц находятся на крайнем севере, вероятно на Тиманской или Большеземельской тундре, или даже на Новой Земле.

Схема (табл. 1) дает представление о сроках весеннего и осеннего пролета.

Летний отлет уток. 17.VII.1943, в сумерках (между 21 час. 20 мин. и 23 час. 20 мин. по местному среднему солнечному времени) наблюдалось несколько вереницуток, летевших на значительной высоте на юг. 19.VII.1943 в 22 часа на высоте около 200 м пролетела на юг стая гоголей до 500 голов: их удалось определить по характерному свисту крыльев. В это время стояла тихая жаркая погода с грозами днем и зарницами по вечерам, при средних суточных температурах от +21° до +24°. 24.VII.1944 в 7 час. 10 мин. также отмечена пролетная стая не менее 200 голов. Погода стояла дождливая, при температуре около +16°; при этом 24.VII была гроза.

Таблица 1

**Схема дней пролета журавлей, уток, гусей и лебедей**

| Месяц: | апрель | | | | | | май | | | | | | июнь | | | | | | июль | | | | | | август | | | | | | сентябрь | | | | | | октябрь | | | | | | ноябрь | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| № пентады | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 1942 | | | | | | ж | | л | г | г | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | у<br>ж | у<br>г<br>л | у<br>г | г | | | л | | | | | |
| 1943 | | | | | у<br>ж | | | у<br>г | | | | | | | | | | | | | | у | | | | | | | | | ж | | | | | г | у | г | | г | г | | л | | | | | |
| 1944 | | | | | | ж | | | г | | | | | | | | | | | | | | у | | | | | | | | ж | | у | | | | у | у | г | | г | л | | | у<br>г<br>л | | | |

Очевидно, мы наблюдали летний отлет селезней. Перед войной я наблюдал на оз. Имандре, что уже в июле самцы гоголи исчезают с мест гнездовий. В последнее время доказано, что селезни некоторых речных уток совершают летом большие миграции. В Астраханском государственном заповеднике при кольцевании линяющих уток в конце июля — начале августа ловятся преимущественно взрослые селезни кряквы. В. Н. Вучетич и А. Я. Тугаринов установили, что самцы кряквы, кольцуемые летом в дельте Волги, попадаются весною, на гнездовье, на озерах Заволжья и Западной Сибири, а зимуют — отчасти на юге Каспия, отчасти на побережьях Средиземного моря. Следовательно, отлет самцов кряквы здесь растягивается на несколько месяцев. Почти ту же картину дает и шилохвость. Должно быть летние миграции самцов уток — широко распространенное в нашей стране явление. Странно, что оно так мало известно, но это может объясняться тем, что в начальной стадии отлет происходит в ночные часы и короткими перегонами; к тому же в движение вовлекается не более половины числа птиц, принимавших участие в весеннем пролете.

Пролет журавлей происходит в основном в первых числах сентября. Приблизительно в то же время исчезают и местовые журавли (24.VIII.1942, 31.VIII.1943). Величина отлетных стай была от 8 до 150 голов. Высота полета определена один раз — около 300 м. Для характеристики обычной обстановки отлета рассмотрим наблюдение от 3.IX.1944.

1.IX шел обложной дождь при юго-западном ветре.

С утра 2.IX барометр стал повышаться, днем свежий (до 8 м/сек. на высоте 2 м) ветер, от западного до северного, временами дождевые шквалы. Средняя температура в эти дни + 10° + 11°. К ночи небо разъяснило и к рассвету 3.IX температура упала до + 5°; в 13 час. было + 12,5°. Еще резче похолодание сказалось на высотах. По данным зондирования (280 км к северо-западу от места наблюдения) в 5 час. утра температура была следующая (табл. 2).

Учитывая абсолютную высоту места наблюдения, находим, что вертикальный градиент температуры 2.IX составлял около 7° на первую тысячу метров и около 6° на тысячу метров на бо́льших высотах. В полдень 3.IX соответствующие величины были около 15° до 1000 м и от 7 до 9° на бо́льших высотах. Ветер оставался северо-западным, но скорость его быстро уменьшалась (на высоте 500 м в 6 час. было 10 м/сек., а в 13 час.— 3 м/сек.). В это время мы и наблюдали кружившую в небе пролетную журавлиную стаю.

Таблица 2

| | 500 м | 1000 м | 2000 м | 3000 м | 5000 м | 7000 м |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 2. IX | + 8° | + 5° | — 1° | — 6° | — 18° | — 30° |
| 3. IX | + 4° | + 0° | — 7° | — 14° | — 32° | — 48° |
| Изменение за сутки | — 4° | — 5° | — 6° | — 8° | — 14° | — 18° |

Как видно, днем 3.IX, в результате вторжения морского арктического воздуха в тылу циклона, атмосфера находилась в состоянии неустойчивого теплового равновесия. Образующиеся при этом конвенктивные потоки дают возможность таким птицам, как журавли, аисты и крупные дневные хищники, лететь парящим полетом, гораздо более экономичным в отношении затраты энергии, чем «гребной полет».

Мы рассмотрели один из типичных случаев отлета в тылу циклона арктического фронта, перед надвижением нового циклона. Иногда, как например, 2.IX.1943, журавли летят при облачном небе; однако и на этот раз форма облаков (слоисто-кучевые кучевообразные) свидетельствовала о наличии конвективных токов.

Обычно в дни пролета журавлей температура ниже, чем накануне, под утро бывает иней или низкий туман, днем ясно, воздух прозрачный, небольшой северный или северо-западный ветер.

Метеорологические условия в дни пролета журавлей указаны в табл. 3.

Таблица 3

| Дата | Час | Число птиц в стае | Направление полета | Направление и скорость ветра в м/сек. на высоте: | | | | Средняя суточная темп-ра | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | 2 м | 100 м | 300 м | 500 м | накануне | в день | на след. день |
| | | | | | | | | пролета | | |
| 2. X. 1942 | — | 12 | — | — | — | — | — | 9,5° | 8,2° | 10,2° |
| 1. IX. 1943 | 11⁰⁰ | 8 | — | — | — | — | — | 11,8° | 11,5° | 9,5° |
| 2. IX. 1943 | 11²⁰ | 150<br>50 | — | 360°—4 | 360°—6 | 360°—7 | 360°—8 | 11,5° | 9,5° | 8,5° |
| 3. IX. 1944 | 13⁰⁰ | 13 | — | 300°—1 | 310°—2 | 290°—3 | 300°—3 | 10,9° | 9,0° | 11,2° |
| Среднее: | — | — | — | — | — | — | — | 10,9° | 9,6° | 9,8° |

П р о л е т у т о к. Массовый пролет нырков и крохалей протекает в течение первой и второй декад октября. Первыми летят речные утки

рода Anas (например 12.IX.1944), отлет нырков идет позднее (последнее наблюдение — 11.XI.1944). В отличие от журавлей, утки летят во все часы суток, но утром, видимо, охотнее (см. ниже табл. 7).

Осенью 1943 г. пролет уток наблюдался только в ночь на 5.X и шел он в холодной воздушной массе, явившейся вслед за прохождением серии циклонов. В сходных по синоптической обстановке условиях происходил пролет уток 12.IX.1944 и 4—6.X.1944. В 1942 г., напротив, утки летели в тихую, пасмурную, временами туманную, погоду, в устойчивой и влажной воздушной массе. Метеорологические условия в дни пролета уток приводим в табл. 4 (наблюдения 1942 г. опущены).

Таблица 4

| Дата | Час | Число птиц в стае | Направление полета | Направление и скорость ветра в м/сек. на высоте: | | | | Средняя суточная темп-ра | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | 2 м | 100 м | 300 м | 500 м | накануне пролета | в день пролета | на след. день пролета |
| 5. X. 1943 | $0^{20}$—$6^{20}$ | неск. стай | — | 0 | 60°—3 | 70°—3 | 60°—3 | 3,8° | 1,0° | 1,2° |
| 5. X. 1943 | $7^{00}$ | 85 | — | 0 | 60°—3 | 70°—3 | 60°—3 | 3,8° | 1,0° | 1,2° |
| 12.IX. 1944 | $18^{45}$ | 19 | 225° | 350°—3 | 350°—6 | 360°—7 | 360°—8 | 9,2° | 5,4° | 3,8° |
| 12.IX. 1944 | $22^{20}$ | — | — | 350°—3 | 350°—6 | 360°—7 | 360°—8 | 9,2° | 5,4° | 3,8° |
| 4. X. 1944 | $12^{40}$ | 50 | 225° | 170°—210°, от 5 до 10 м/сек. | | | | 10,3° | 9,1° | 9,9° |
| 6. X. 1944 | — | 1000 | — | — | — | — | — | 9,9° | 2,8° | 2,9° |
| 7. X. 1944 | $13^{50}$ | 300 | 225° | 300°—4 | 300°—5 | 310°—7 | 330°—8 | 2,8° | 2,9° | 3,6° |
| Среднее: | — | — | — | — | — | — | — | 7,2° | 4,2° | 4,3° |

Пролет гусей. Массовый пролет происходит в течение октября, иногда в несколько приемов (см. схему, табл. 1), немного позднее отлета уток. Гуси летят, как и утки, во все часы суток, как в ясную, так и в пасмурную погоду. Опишем несколько характерных случаев пролета.

С 12 по 15.X.1942, когда шел массовый пролет, стояла тихая, сырая погода со средней температурой от +1° до +3°. Днем 12.X был туман, и в 13 час. 20 мин. слышны были крики казарок, летевших в тумане. Час спустя туман поднялся и наблюдалась стая уток в 50—100 голов, летевшая почти на границе облачного слоя. 13.X в 10 час 50 мин., судя по гоготу, в пелене облаков кружила стая гусей. Птицы снизились до 150 м и, выйдя из туч, взяли курс на юго-запад и полетели касаясь нижней поверхности облаков. 14.X в 9 час. 20 мин. и 10 час. 20 мин. пролетели на юго-юго-запад, временами «туманясь» в облаках, две большие стаи крохалей и одна — гусей. Подобная картина наблюдалась и 15.X. После этого два дня дул резкий (до 7 м/сек.) юго-юго-западный ветер с дождем, температура была около +3°, +5° и пролет не наблюдался. 18.X похолодало до +2°, барометр стал повышаться и пролет возобновился.

29.IX.1943 гуси летели через 6—10 часов после перемены южного ветра на северо-северо-западный, в момент прояснения неба после трехдневного ненастья, причем 28.IX в 18 час. наблюдалась фронтальная гроза.

8.X.1943 в 8 час. 20 мин., во время пролета казарок стояла ясная, ветряная погода при повышающемся барометре и средней температуре около +8°. Ветер дул прямо навстречу птицам. К ночи ветер переменился на северо-северо-западный, однако птицы больше не летели.

20.X и 21.X.1944 стояла пасмурная погода, температура +10°, +8°, устойчивый южный ветер. В полночь на 22.X ветер переменился на се-

верный, прояснило и похолодало. Образовался низкий туман, через который просвечивало небо. Стаи казарок были слышны 23.X в 3 час. 10 мин., 18 час. 30 мин. и в 19 час. 20 мин.: позёмный туман не препятствовал пролету.

Как видно из табл. 5, отлетные стаи гусей летят обычно на юго-запад, с колебаниями в направлении от 180 до 270°. Наличие пролета в тот или иной день и направление полета стай почти не зависят от направления ветра. Гуси летят как с попутным ветром (19.X.1943), так и с встречным (8.X.1943) или боковым, как справа (29.IX.1943), так и слева (12.X.1944). Только при ветрах юго-восточной четверти (от 90 до 180°) пролет не наблюдался ни разу. Нельзя сказать, что птицы используют для пролета более тихие дни: средняя скорость ветра за дни пролета почти в точности равна средней скорости в соответствующем слое за осенние месяцы (сентябрь — октябрь).

Наиболее типичной обстановкой пролета казарок следует считать тыл депрессии, при повышении барометра, падении температуры, ясном или расчищающемся небе и слабом или умеренном ветре северо-западной четверти. Иногда пролет идет при устойчивом давлении и температуре, в тихую сырую погоду со сплошной низкой облачностью и плохой видимостью. Это так называемый «влажный» тип погоды, наблюдающийся в теплой и устойчивой воздушной массе. В передней части циклона или его теплом секторе пролет не наблюдался. Это справедливо в отношении всех рассмотренных птиц и объясняет нам, почему юго-восточные ветры неблагоприятны для миграций — в Карелии, как и на Мурмане, они дуют обычно в передней части циклона и сопровождаются ненастьем.

Метеорологические условия в дни пролета гусей указаны в табл. 5 (наблюдения 1942 г. опущены).

Таблица 5

| Дата | Час | Число птиц в стае | Направление полета | Направление и скорость ветра в м/сек. на высоте: | | | | Средняя суточная темп-ра | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | 2 м | 100 м | 300 м | 500 м | накануне пролета | в день пролета | на след. день пролета |
| 29.IX. 1943 | 13⁰⁰ | 51 | 210° | 340°—4 | 320°—11 | — | — | 6,0° | 3,0° | 4,8° |
| 29.IX. 1943 | 17²⁰ | 40 | — | — | 320°—6 | — | — | 6,0° | 3,0° | 4,8° |
| 6. X. 1943 | 4¹⁰ | — | — | 350°—3 | 360°—7 | 10°—8 | 20°—8 | 1,0° | 1,2° | 8,2° |
| 8. X. 1943 | 8²⁰ | 30 | 240° | 240°—5 | 250°—8 | 260—13 | 270°—16 | 7,8° | 7,5° | 0,8° |
| 19. X. 1943 | 13³⁵ | 200 | 180° | 0 | 350°—2 | 20°—2 | 160°—1 | 6,5° | 6,2° | 4,8° |
| 19. X. 1943 | 16²⁰ | 40 | 180° | 90°—1 | 80°—4 | 70—4 | 150°—2 | 6,5° | 6,2° | 4,8° |
| 25. X. 1943 | 0³⁰<br>4⁵⁰ | 8—10 стай | — | 20°—2 | 30°—3 | 40°—8 | 50°—7 | −1,5° | −2,5° | −6,0° |
| 12. X. 1944 | 12⁴⁰ | 200 | 270° | 180°—4 | 190°—7 | 210°—14 | 210—14 | 5,6° | 5,6° | 9,4° |
| 14. X. 1944 | 11⁵⁰ | 58 | 240° | 180°—3 | 190°—6 | 200°—8 | 210°—10 | 9,4° | 8,8 | 6,4° |
| 22. X. 1944 | 3¹⁰<br>18³⁰<br>19²⁰ | —<br>—<br>— | —<br>—<br>— | 350°—2 | 360°—5 | 20°—5 | 40°—5 | 8,6° | 4,1 | 0,4° |
| Среднее: | — | — | — | 2,7 | 5,9 | 7,7 | 7,9 | 5,4° | 4,2° | 3,5° |

Пролет лебедей происходит позже пролета других водоплавающих и приходится, в основном, на первую декаду ноября. Лебеди, видимо, не стадятся к отлету и летят семьями. Если стая пролетает близко, можно по цвету оперения различить стариков и прибылых (2.XI.1942). Лебеди летят при таких же условиях погоды, как и гуси, но при более низкой температуре. Пролет наблюдается преимущественно утром, в 8—9 час. местного среднего солнечного времени.

Метеорологические условия в дни пролета приведены в табл. 6.

Таблица 6

| Дата | Час | Число птиц в стае | Направление полета | Направление и скорость ветра в м/сек. на высоте: | | | | Средн. суточная темп-ра | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | 2 м | 100 м | 300 м | 500 м | накануне пролета | в день пролета | на след. день пролета |
| 10. X. 1942 | $12^{20}$ | 3 | 225° | — | — | — | — | 0,2° | —1,2° | 0,2° |
| 1. XI. 1942 | $15^{00}$ | 4 | 250° | — | — | — | — | 5,8° | 1,0° | —1,2° |
| 2. XI. 1942 | $9^{00}$ | 4 | 225° | — | — | — | — | 1,0° | —1,2° | —1,5° |
| 2. XI. 1943 | $8^{50}$ | 5 | 225° | 300°—4 | 310°—8 | 320°—10 | 320°—9 | — | — | — |
| 27. X. 1944 | $9^{15}$ | 9 | 240° | 0 | 290°—1 | 310°—1 | 320°—2 | 0,0° | 1,0° | —0,1° |
| Среднее: | — | — | — | — | — | — | — | 1,8° | —0,1° | —0,6° |

## К вопросу об ориентировке и прокладке пути птицами

Как мы уже видели из приведенных примеров, туман и низкая облачность явно затрудняют ориентировку птиц в полете. В средней полосе СССР, в период таяния снега, иногда по нескольку суток подряд, стоит густой туман — это так называемый «туман тропического воздуха». Весной 1927 г. в Воронежской области я наблюдал, как в такие дни пролет приостанавливался и стаи гусей паслись на проталинах в полях. Вспугнутые, они с гоготом поднимались на крыло, смутно видимые в тумане, но, отлетев недалеко, снова садились.

Позёмный туман, напротив, не препятствует перелетам. Известно, что при низком тумане контуры местности с самолета видны достаточно хорошо. К тому же позёмный туман обычно не образует непрерывной пелены. Осенью, когда вода теплее воздуха и поверхности суши, нередко над озерами и большими реками небо остается ясным, даже когда суша затянута радиационным туманом.

Гуси и утки летят во все часы суток. Наблюдения пролета по часам суток представлены в табл. 7 (среднее солнечное время). Следует иметь в виду, что днем мы замечаем птиц вдали, когда крики их уже не слышны, а ночью мы отмечаем пролет только на слух. Поэтому ночной пролет недоучитывается.

Таблица 7

| Птицы | Часы суток | | | | | | | | Всего стай |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 23—1 | 2—4 | 5—7 | 8—10 | 11—13 | 14—16 | 17—19 | 20—22 | |
| Журавль | — | — | — | — | 3 | 1 | — | — | 4 |
| Утки | 1 | — | 2 | 8 | 5 | 2 | 1 | 3 | 22 |
| Гуси | 3 | 6 | 2 | 4 | 6 | 2 | 3 | 1 | 27 |
| Лебедь | — | — | — | 4 | 1 | 1 | — | — | 6 |

Почти все стаи, высоту полета которых можно было оценить, летели на высоте от 100 до 200 м (4 стаи уток, 5 — гусей и 2 — лебедей). Один раз, 14.X.1944, отмечена стая казарок, летевшая не выше 50 м.

В какой мере обычные осенние атмосферные условия ограничивают для крупных перелетных птиц число «полетных дней»? Осень 1944 г. была, в общем, нормальной по условиям погоды. В период пролета вероятность тумана составляла около 5—6% и столь же часто наблюдалась облачность ниже 200 м. Очевидно, что в южной Карелии условия видимости редко могут составить помеху для перелета.

По скорости полета птицы уступают даже тихоходным самолетам. Томсон (Thomson 71), ссылаясь на Мейнерцгагена (Meinerzhagen), дает для гусей скорость полета от 19 до 24 м/сек., для уток — от 20 до 26 м/сек. Меррей (Murray) определил среднюю воздушную скорость Clangula hyemalis в 22,5 м/сек. (= 81 км/час). Поэтому ветер не только сильно изменяет путевую скорость птицы, но и сносит ее в сторону.

Рассматривая птицу как летательный аппарат, я попробовал рассчитать по правилам аэронавигации путевую (= земную) скорость полета и величину поправки на ветровой снос для десяти случаев, когда было известно направление движения стаи и имелись данные о направлении и скорости ветра на высоте 100 и 300 м над землей. Расчеты сделаны применительно к этим высотам полета, причем скорость птицы принята условно равной 20 м/сек (= 72 км/час); предполагалось, что птица попадает прямо к цели, а не туда, куда приведет ее ветер.

Оказалось, что иногда путевая скорость едва достигала половины номинальной воздушной скорости (стая казарок 8.X.1943), а угол необходимой для компенсации дрейфа поправки курса достигал примерно 30° (стая гусей 29.IX.1943, лебедей 2.XI.1943 и казарок 12.X.1944). Очевидно, ветер может сильно осложнить правильную прокладку пути, а при недостатке ориентиров (например при пересечении больших пространств открытой воды) — и самую ориентировку.

Наибольшие скорости ветра, отмеченные нами при выпусках шаров-пилотов, были: на высоте 2 м — 10 м/сек., для 100 м — 13 м/сек., для 300 м — 17 м/сек. и для 500 м — 22 м/сек. Подобные скорости ветра встречаются редко, но в такие дни пролет безусловно не может продолжаться, тем более, что большие скорости ветра приурочены к фронтам циклонов, а этих областей перелетные птицы избегают.

## Выводы

1. В южной Карелии осенний пролет идет в следующем порядке: пролет самцов гоголя — вторая и третья декада июля; журавлей — главным образом первая декада сентября; речных уток — середина сентября; нырковых уток — первая и вторая декады октября; гусей и казарок — весь октябрь; лебедей — главным образом первая декада ноября.

2. Журавли летят в полуденные часы, гуси и утки — в течение круглых суток, лебеди — преимущественно утром.

3. Высота полета перечисленных птиц обычно 100—200 м. Журавли летят несколько выше. Утки и гуси иногда летят ниже 100 и даже 50 м.

4. Направление полета перечисленных птиц — от 180 до 270°. В среднем направление уток и гусей около 210°, лебедей — около 230° (отсчет углов от истинного меридиана).

5. При сплошном высоком тумане пролета не происходит. При низкой облачности птицы летят ниже поверхности облаков. Низкий туман (когда небо просвечивает) перелету не препятствует.

6. В большинстве случаев пролет происходит в тыловой части циклона, при повышении давления, падении температуры, уменьшении облачности и ослаблении ветра (сухой или слабо-конвективный типы погоды в холодной неустойчивой воздушной массе).

7. Понижение температуры в день пролета по сравнению с предыдущим вполне очевидно и составляет от — 1,2 до — 3,0° в сутки в средних числах. Падение температуры в осенние месяцы вследствие годового хода не превышает — 0,2° в сутки.

8. Пролет наблюдается чаще всего при ветрах северо-западной четверти (53% случаев), при северо-восточных (25%) и юго-западных (22%). При ветрах юго-восточной четверти пролет не наблюдался.

9. В навигационном отношении ветер оказывает сильное влияние на перелет. В наших примерах путевая скорость колебалась от 120 до

50% воздушной скорости, а угол поправки на снос достигал 30° (принимая высоту полета в 200 м и воздушную скорость равной 20 м/сек.).

## Литература

1. Вучетич В. Н. и Тугаринов А. Я., Сезонное размещение и миграция уток по данным кольцевания в СССР, вып. 1, Кряква, вып. 2, Шилохвость, М., 1937.— 2. Галахов Н. Г., Осенний пролет журавлей и гусей как индикатор волн холода, Природа, № 2, 1937.— 3. Мензбир М. А., Птицы России, т. I, М., 1895.— 4. Семенов-Тян-Шанский О. И., Лапландский гос. заповедник, М., 1937.— 5. Тугаринов А. Я., Птицы, т. I, вып. 4, 1941 (Фауна СССР).—6. Murray Speirs J., Flight speed of the Old-Squaw, The Auk, v. 62, No. 1, 1945.— 7. Thomson A. L., Bird Migration, London, 1936.

# ON THE MIGRATION OF BIRDS IN KARELIA

O. SEMENOV-TIAN-SHANSKŸ

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the U.S.S.R.

## Summary

1. The migration of birds in South Karelia in the autumn proceeds as follows: the passage of male Golden-eye takes place during the period from July 10th till the end of July; the passage of cranes takes place mainly during the first ten days of September; that of fresh-water ducks — in the middle of September; the migration of diving ducks lasts during the first twenty days of October; the migration of geese and barnacles lasts all October and the migration of swans—during the first ten days of November.

2. Cranes fly in daytime (about noon), geese and ducks fly all day long while swans fly for the most part in the morning.

3. All the above mentioned birds usually fly at the height of from one hundred to two hundred meters, except that cranes fly at somewhat greater height. Geese and ducks sometimes fly at the height of less than one hundred or even less than fifty meters.

4. The direction of passage of these birds varies from 180 to 270°. The average value of the azimuth is about 210° in ducks and geese and about 230° in swans (in all the cases the angles between the actual meridian direction and the direction of flight were measured).

5. No flight takes place under such meteorological conditions as high unbroken mist. If there are low clouds the birds fly below these clouds. Low translucent mist through which clear sky is seen does not impede the passage.

6. In most cases the passage takes place in the rear part of a cyclone when the barometric pressure rises, the temperature falls, the sky clears up and the wind falls (at dry and slightly convective types of weather in the cold unstable air mass).

7. The fall of temperature during the day prior to the passage is perfectly obvious. Its average value is from 1.2 to 3.0° per day, while the average daily fall of temperature due to seasonal decrease never exceeds 0.2° in the autumn months.

8. The passage was most frequently observed when the wind was Northwestern (53 per cent of all the cases recorded). It was less frequent when the wind was Northeastern (25 per cent) or Southwestern (22 per cent). The passage was never observed when the wind was Southeastern.

9. The wind affects the migration considerably. In the cases observed by the author the velocity of flight varied from 120 per cent to 50 percent of the birds aerial speed, while the angle of correction to neutralize the deviation from the normal course due to the wind drift amounted to 30° (assuming the height of flight to be two hundred meters and the birds aerial speed to be twenty meters per second).

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 3

# ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ НАПОЛНЕНИЯ ОЗЕР НАУРЗУМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА ДЛЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ

Л. К. ШАПОШНИКОВ

Кафедра зоологии позвоночных Московского государственного университета

## Введение

Озера Наурзумского государственного заповедника (Сев. Казахстан) принадлежат к типу периодически пересыхающих водоемов. Падение уровня воды, начавшееся в 30-х гг. настоящего столетия, привело к тому, что основные озера заповедника — Большой Ак-Суат и Сары-Муин — в 1935 г. полностью пересохли. До 1940 г включительно эти озера были безводны. Другие, меньшие по площади озера, также пересыхали в эти годы, но период отсутствия воды в них был более коротким. Полное пересыхание всех озер заповедника наблюдалось в 1937 г. Вода сохранилась тогда только в карасу [1]. Явление полного пересыхания озер наблюдалось также на широкой территории к северу и югу от заповедника. В 1937 г. были безводны такие большие озера, как Байтума, Сары-Копа, Ак-Куль, Татырь. В 1938 г. произошло частичное наполнение некоторых небольших озер (глубина воды около 50 см). Весной 1941 г. все озера заповедника наполнились водой. Наибольшие озера имели следующие глубины: Б. Ак-Суат — 280 см, Джаркуль — 265 см, Сары-Муин — 190 см. Границы залитых водой площадей были близки к границам озер, указанным на топографической карте района 1849 г. Большое скопление воды в озерах в 1941 г. стало возможным благодаря сочетанию дождливой осени 1940 г., многоснежной зимы 1940/41 г., дружной весны 1941 г.

О птицах Наурзумского заповедника опубликовано несколько исследований (Сушкин [7], де-Ливрон [2], Михеев [4], Осмоловская [5]). Данные по экологии и изменению численности водоплавающих в связи с усыханием озер приводятся в работе Формозова [8].

В настоящем сообщении мы поставили целью показать, какое экологическое значение для водоплавающих имело наполнение озер в 1941 г., как оно отразилось на численности птиц. Материалом для сообщения послужили наши орнитологические наблюдения в заповеднике, где мы работали в 1938 и 1939 гг. с мая по сентябрь и с сентября 1940 по март 1942 г. безвыездно. В 1941 г. работе на водоемах было посвящено полных 54 дня. При других поездках (79 полевых дней) мы имели возможность пополнять материал, так как ни один маршрут, из совершенных в 1941 г., не миновал какого-либо водоема.

---

[1] Карасу — степные речки, имеющие течение весной в годы большого весеннего половодья,— являются основными руслами, по которым приносятся снеговые воды в озера.

## Особенности обитания водоплавающих птиц в условиях многоводного весеннего половодья

Наполнившиеся принесенной с окружающих степей снеговой водой озера Наурзумского заповедника весной 1941 г. представляли собой большие по площади и водной массе, но бедные органической жизнью водоемы. Это обстоятельство отразилось на распределении птиц во время весеннего пролета. В начале весны на открытых глубоководных пространствах озер водоплавающие, в том числе и ныряющие виды, встречались редко. Здесь они не находили для себя корма. 16.IV в оз. Б. Ак-Суат в планктонную сетку беспозвоночных не поймано [2]. Никаких признаков водной растительности на озере нет. Вода мутная. На дне водоема лед. Образовался он из осадков во время осенних заморозков. Оттаяло дно только узкой кромкой вдоль берегов. Около берегов сосредоточились в большом количестве различные благородные и нырковые утки. Среди озера утки встречались единично.

24 и 24.IV на обширных южных плесах оз. Сары-Муин мы встретили всего несколько десятков уток. Планктон в озере представлен только рачками Branchipodidae. Водной растительности нет. Вода мутная. Ледяной корки на дне водоема нет.

Наибольшие озера — Б. Ак-Суат и Сары-Муин — не явились исключением. На глубоководье остальных, меньших по площади, озер водоплавающие в начале весны были также малочисленны, что легко объяснимо бедностью кормов. Иную картину мы наблюдали с появлением на озерах доступного и обильного для водоплавающих корма. Таковым кормом, чрезвычайно специфическим в год наполнения, явились проростки солянки Suaeda maritima Dum. Проросли семена, которые скопились на днищах озер за годы пересыхания. П. А. Генкель и А. А: Шахов [1] пишут, что днище оз. Б. Ак-Суат в 1940 г. было сплошь усыпано семенами солянок.

29.IV в средней части оз. Б. Ак-Суат было найдено много проростков Suaeda maritima [3], которые плавали на поверхности воды. Местами встречались лепешки из перепутавшихся друг с другом растений. В некоторых больших лепешках более 10 000, в лепешках среднего размера 3500 проростков. Там, где проростки шведы не образуют сгущений (лепешек), на 1 м² поверхности озера приходится в среднем 1500 растений. Среди плеса на глубоководье много птиц. Лысухи (Fulica atra), нырковые утки (Nyroca ferina, N. fuligula), благородные утки (Anas platyrhyncha, A. strepera, A. acuta, Mareca penelope, Q. querquedula, Q. crecca) кормятся проростками. Около северного берега острова Тугульбай-Арал, где образовалась кромка из прибитых волнением проростков, встречены, кроме уток, гуси (Anser anser) и краснозобые казарки (Branta ruficollis). Здесь птиц особенно много. Желудок и пищевод убитой казарки были переполнены проростками шведы.

Кроме мест произрастания проростков шведы, другой характерной стацией сосредоточения водоплавающих на весеннем пролете в 1941 г. были устья впадающих в озера карасу.

16.IV в устьевой глубоководной части карасу Ак-Суат мы встретили большое скопление водоплавающих. На глубоководье озер в это время, как отмечалось выше, птиц почти не было. В устье карасу скопилось много плавающих предметов: глыбы снега, льдины, плавни тростника и мусора, смытого с поверхности земли. Все это было принесено течением и задержалось зарослями прошлогодних тростников. В следующую поездку (26.IV) здесь были встречены плавающими многочислен-

---

[2] Гидробилогические наблюдения в совместных с нами поездках проводил ныне покойный А. А. Некрасов.

[3] Проростки определены А. А. Шаховым.

ные наземные насекомые — жуки (Tenebrionidae, Curculionidae, Carabidae), тарантул (Trochosa singoriensis).

Много льдин перевернуто нижней поверхностью кверху. На них вмерзшие зеленые заросли рдеста (Potamogeton pectinatus). Здесь же мертвые моллюски Planorbis. На льдинах держатся гуси (Anser anser), утки (Anatinae, Clangulinae), лысухи. Вегетативные части рдеста, повидимому служат для них пищей. По данным А. Н. Формозова и Ю. А. Исакова (Исаков [3]), зелень рдеста поедается лысухами, гусями и некоторыми другими водоплавающими.

Встречаются водоплавающие также на плавнях и глыбах снега. Многие кормятся на воде. На плавающих предметах, обильно посыпанных семенами береговых растений, кроме водоплавающих, держатся кулики и многочисленные стайки воробьиных птиц. Стайки мелких птиц преследуются ястребами перепелятниками.

Таким образом, принесенные течением корма обусловили скопление большого числа птиц в устьях карасу.

На мелководье (прибрежье озер, затопленные участки степи) водоплавающие также находили корм и держались здесь во время весеннего пролета, но концентрация их на единицу площади в этих стациях была значительно меньшей, чем в двух других, описанных выше.

Следовательно, специфическими кормовыми стациями и местами сосредоточения водоплавающих на весеннем пролете в год наполнения водоемов явились участки озер, где семена солянок (Suaeda maritima) дали проростки, и устья впадающих в озера карасу.

## Условия гнездования и линьки водоплавающих в год наполнения озер

После обильного весеннего половодья в 1941 г. все озера заповедника наполнились водой. Вода в течение лета держалась во многих пониженных участках степи, обычно безводных. На пырейных лугах вода сохранялась до осени.

Характерным для водоемов в 1941 г. было отсутствие на них сухих прошлогодних тростников. Деградировавшие (частью выгоревшие) за годы пересыхания тростниковые заросли были затоплены высокой водой. На оз. Джаркуль мощные тростники 1940 г. были снесены льдом во время весеннего половодья, и из них образовались обширные плавни. Плавни встречены также в устьях карасу. Поросль молодого тростника стала появляться над поверхностью воды на озерах в 1941 г. только в самом конце мая.

Характерным для озер заповедника в 1941 г. было также то, что к ним не примыкали участки обнажившегося илистого дна, обычные для степных водоемов в период их обмеления. На больших озерах вода подмывала крутые коренные берега.

Обилие воды и отсутствие тростниковых зарослей на водоемах в период гнездования и линьки птиц оказали в 1941 г. существенное влияние на озерную орнитофауну.

В табл. 1 показано, как изменялся состав гнездящихся водоплавающих заповедника в различные годы.

В 1938 и 1939 гг. площади озер, залитые водой, были значительно меньше, чем в 1935 г., а следовательно, было меньше стаций, пригодных для гнездования водоплавающих и переживания их выводков. В связи с этим понятно меньшее число гнездящихся видов в 1938 и 1939 гг. сравнительно с 1935 г. В 1940 г., как мы выяснили у местного населения и сотрудников заповедника, гнездились те же водоплавающие, что и в два предшествующие года. Об изменении озерных орнитоценозов в связи с высыханием водоемов пишет Формозов [8]. Нас интересует другое: как отразилось на численности птиц наполнение озер?

Из табл. 1 видно, что количество гнездящихся видов благородных

Таблица 1

**Состав гнездящейся фауны водоплавающих Наурзумского заповедника в различные годы**

| № п/п | Виды водоплавающих | Гнездились (+) или не гнездились (—) | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | 1935 г. | 1938 г. | 1939 г. | 1941 г. |
| | **Гнездящиеся на земле и в норах (благородные утки)** | | | | |
| 1 | Anas platyrhyncha | + | + | + | + |
| 2 | Anas acuta | + | + | + | + |
| 3 | Anas strepera | + | + | + | + |
| 4 | Spatula clypeata | + | + | + | + |
| 5 | Mareca penelope | — | — | — | + |
| 6 | Querquedula querquedula | + | — | — | + |
| 7 | Querquedula crecca | — | — | — | + |
| 8 | Tadorna tadorna | + | + | + | + |
| 9 | Tadorna ferruginea | + | + | + | + |
| | Всего | 7 | 6 | 6 | 9 |
| | **Гнездящиеся в зарослях макрофитов** | | | | |
| 1 | Cygnus cygnns | + | + | + | — |
| 2 | Cygnus olor | + | — | — | — |
| 3 | Anser anser | + | + | + | + |
| 4 | Nyroca fuligula | + | + | + | + |
| 5 | Nyroca ferina | + | + | + | + |
| 6 | Netta rufina | + | — | — | — |
| 7 | Oxyura leucocephala | + | — | — | — |
| 8 | Fulica atra | + | + | + | + |
| 9 | Podiceps cristatus | + | — | — | — |
| 10 | Podiceps griseigena | + | + | + | + |
| 11 | Podiceps nigricollis | + | + | + | + |
| | Всего | 11 | 7 | 7 | 7 |

уток в 1941 г. возросло. Гнездились все те виды, которые отмечены гнездящимися Формозовым в 1935 г. Кроме того, на гнездовье появились свиязь и чирок свистунок. Эти последние, как и прочие благородные утки, гнездились в 1941 г. в большом количестве.

В год наполнения в связи с обилием воды создались благоприятные условия для переживания выводков благородных уток. Встречались выводки на озерах, на карасу, но преимущественно они держались на залитых водой участках степи, на пырейных лугах (мелководье). Выводки пеганки и красной утки держались как на озерах, так и на сорах. Отсутствие зарослей макрофитов на водоемах в период насиживания яиц для благородных уток не имело значения. В постройке своих гнезд они не связаны с растительностью на водоеме.

Наряду с увеличением численности гнездящихся благородных уток, в 1941 г. отмечено увеличение численности гнездящихся куликов. Видовой состав также стал многочисленнее. В 1938 и 1939 гг. гнездилось 6 видов (Recurvirostra avocetta, Numenius arquata, Limosa limosa, Tringa totanus, Vanellus gregarius, V. vanellus), в 1941 г. 9 видов (кроме перечисленных, Glareola nordmanni, Charadrius sp., Tringa stagnatilis).

Другое мы наблюдали для птиц, которые в устройстве своих гнезд в значительной степени связаны с зарослями макрофитов на водоеме (в заповеднике с зарослями тростников). Число гнездящихся видов их

осталось таким же, как в 1938 и 1939 гг. и было значительно меньшим, чем в 1935 г. (см. табл. 1). Численность каждого вида была очень невысока. Покажем относительное уменьшение количества гнездящихся «тростниковых» птиц в 1941 г. на некоторых примерах.

В августе и в начале сентября 1938, 1939, 1940 гг. большие стаи гусей в заповеднике были обычны. На оз. Джаркуль ежегодно держалось до 2000 гусей. В 1938 г. немногим меньше слеталось гусей на плес озера М. Ак-Суат. В летне-осенний период 1941 г. мы встретили только один раз стаю в 25—30 гусей. Обычно наблюдались единичные выводки.

В прошлые годы нырковые утки на гнездовье были многочисленны. В 1941 г. встречено всего 4 выводка (хохлатой чернети — один выводок, савки — один, красноголового нырка — два выводка). Выводки красноголового нырка и савки были поздние. О малочисленности нырковых уток в заповеднике летом 1941 г. свидетельствуют данные маршрутного учета на водоемах (табл. 2).

Таблица 2

**Маршрутный учет водоплавающих на водоемах заповедника (подсчет с берега).**

| № п/п | Водоем | Длина маршрута (км) | Дата учета | Встречено |
|---|---|---|---|---|
| 1 | Оз. Б. Ак-Суат . . . . | 2,5 | 18. VII | 3 хохлатых чернети |
| 2 | Оз. Акужан . . . . . . | 2 | 18. VII | 1 выводок серой утки |
| 3 | Оз. Акужан . . . . . . | 2 | 24. VII | Стайка из 5 гусей |
| 4 | Карсу Аще-Су . . . . | 1,5 | 27. VII | 4—5 выводков серой утки<br>1 выводок кряквы<br>1 » свиязи<br>1 » широконоски<br>1 » чирка трескунка<br>1 » хохлатой чернети |
| 5 | Карсу Чийли . . . . . | 2 | 2. VIII | Одна отводящая утка красноголового нырка |
| 6 | Оз. Сары-Муин (южная часть) . . . . . | 5 | 4. VIII | 9 выводков благородных уток<br>1 выводок красноголового нырка |

Показательны данные, полученные при отлове уток для кольцевания. На трех водоемах заповедника, глубина воды в которых подходила для обитания выводков и благородных и нырковых уток (карасу Аще-Су — максимальная глубина 3,5 м, оз. Кайранбай — 60 см, залив оз. Сары-Муин — 60 см), были пойманы утята из 24 выводков благородных уток. Ни одного птенца нырковых уток поймано на этих водоемах не было. Всего на различных водоемах заповедника в 1941 г. окольцован 121 утенок. Из этого числа на долю нырковых уток приходится один.

Так же малочисленны на гнездовье были лысуха, серощекая и черношейная поганки. Не встречены в летнее время 1941 г., обычные в другие годы, серая цапля (Ardea cinerea), выпь (Botaurus stellaris), малая курочка (Porzana parva).

Малая численность гнездящихся «тростниковых» птиц в год наполнения легко объяснима бедностью пригодных для гнездования стаций. Прошлогодних тростниковых зарослей на озерах в 1941 г. почти не было, молодой тростник появился поздно. Тростниковые плавни на оз. Джаркуль и в устьях карасу привлекли на гнездовье только неболь-

шое число гусей и лысух. Гнездился здесь камышевый лунь. Уже в июне значительная часть плавней погрузилась в воду.

Орнитоценозы участков обнажившегося илистого дна около озер, которые в некоторые годы отличаются в заповеднике разнообразным населением куликов и чаек, в 1941 г. за отсутствием подходящих стаций представлены не были.

Отметим, что обычные для заповедника малая, озерная чайка (Larus minutus, L. ridibundus) и чайка хохотунья (L. cachinnas) на гнездовье в 1941 г. вообще не встречены.

В год наполнения водоемы были крайне непригодны для линьки водоплавающих. Можно считать, что практически водоплавающие на озерах заповедника в 1941 г. не линяли. Только на двух небольших озерах (Шегембай, Отпа-Куль) найдено перо нескольких линных селезней кряквы и лысух. Перо одного линного селезня широконоски встречено на оз. Акужан. Кольцуя птиц в 1941 г., мы не только не поймали, но и не видели ни одной линной птицы на озерах.

## Выводы

1. Весной 1941 г. водоемы Наурзумского заповедника после продолжительного периода пересыхания наполнились водой. Обилие воды создало особые условия для обитания прилетевших в заповедник птиц. Специфическими кормовыми стациями и местами сосредоточения водоплавающих на весеннем пролете в год наполнения водоемов явились участки озер, где семена солянок (Suaeda maritima) дали проростки, и устья впадающих в озера карасу.

2. Характерной особенностью водоемов в 1941 г. было отсутствие на них тростниковых зарослей к началу гнездования и линьки птиц, отсутствие участков обнажившегося илистого дна. Пространства открытой воды были типичным ландшафтом озер в это время. На некоторых водоемах образовались тростниковые плавни.

3. Обилие воды явилось благоприятным фактором для увеличения численности водоплавающих, которые в устройстве гнезд не связаны с растительностью на водоеме (благородные утки). В 1941 г. гнездилось 9 видов благородных уток, а в 1938 и 1939 гг.— 6 видов.

4. Численность птиц, связанных в гнездовой период с зарослями тростников, в 1941 г. была значительно меньшей, чем в годы усыхания озер (1935—1940 гг.). Гнездящихся в тростниках водоплавающих в 1941 г. зарегистрировано 7 видов — столько же, сколько в 1938 и 1939 гг. В 1935 г. гнездилось 11 видов.

5. В год наполнения водоплавающие на озерах заповедника почти не линяли.

### Литература

1. Генкель Т. А. и Шахов А. А., Экологическое значение водного режима некоторых галофитов, Ботанический журнал СССР, т. XXX, № 4, 1945.— 2. де-Линрон А. Р., Птицы Наурзумских степей, Тр. Наурзумского гос. запов., вып. 1, 1938.— 3. Исаков Ю. А., Труды Всесоюзного заповедника Гассан-Кули, 1940.— 4. Михеев А. В., Материалы к изучению водоплавающих птиц Наурзумского заповедника, Тр. Наурзумского гос. запов., 1938.— 5. Осмоловская В. И., К экологии [illegible] соколов Наурзумского заповедника, Сб. научных студенч. кружков, вып. VI, Биология, 1939.— 6. Справочник по водным ресурсам СССР, том VIII (Сев. Казахстан), 1933.— 7. Сушкин П. П., Птицы Средней Киргизской степи, Материалы к познанию фауны и флоры Российской Империи, 1908.— 8. Формозов А. Н., Материалы к экологии водяных птиц по наблюдениям на озерах Государственного Наурзумского заповедника, Сб. памяти акад. М. А. Мензбира, 1937.

# THE ECOLOGICAL SIGNIFICANCE OF THE REPLENISHMENT OF THE LAKES OF THE NAURZUM STATE RESERVATION FOR WATERFOWLS

**L. K. SHAPOSHNIKOV**

Laboratory of Vertebrate Zoology of the State University of Moscow

Summary

1. In the spring of 1941 the lakes of the Naurzum State Reservation were replenished after having been drying for a number of years. The abundance of water has brought about peculiar changes in habitats of waterfowls that have arrived to the Reservation. The estuaries of karasu falling into the lakes as well as those patches of water on the lakes where the seeds of Suaeda maritima have germinated and sprouted were the specific feeding biotops and sites of accumulation of waterfowls at the time of the spring passage in the year of replenishment.

2. The characteristic features of the lakes in 1941 were the absence of reed thickets at the time of beginning of the nesting period and moulting of birds and also the fact that all the silty bottom of the lakes was covered with water, there being not a single small patch of it over the water surface. The typical landscape of the lakes at that time were wide open spaces of clear water. Floating reed thickets have appeared by the time in some of the lakes.

3. The abundance of water proved to be a favourable factor for the increase in number of those waterfowls that do not depend on vegetation growing in the lake in building their nests (such as freshwater ducks). In 1941 nine species of fresh water ducks were nesting on the lakes while in 1938 and 1939 here were only six species of fresh-water ducks.

4. The numbers of birds depending on reeds during their nesting period were significantly smaller in 1941 than they were during the period when the lakes were drying (from 1935 until 1940). Seven species of waterfowls nesting in reeds were recorded in 1941, i. e. as many as were recorded in 1938 and 1939. In 1935 there were eleven species nesting in reeds.

5. In the year of replenishement there was almost no moulting of waterfowls on the lakes of the Reservation.

---

# *КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ*

## О КОРРЕЛЯТИВНОЙ СВЯЗИ ДЛИТЕЛЬНОГО ГОЛОДАНИЯ ВЗРОСЛЫХ DERMACENTOR PICTUS HERM. В ПРИРОДЕ С СЕЗОННОЙ АКТИВНОСТЬЮ ИХ

**Н. И. АЛФЕЕВ**

Кафедра общей биологии и паразитологии им. акад. Е. Н. Павловского (нач. — акад., генерал-лейтенант м/сл. Е. Н. Павловский) Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова

## ON THE CORRELATION BETWEEN THE CONTINUED STARVATION IN THE ADULT DERMACENTOR PICTUS HERM. IN NATURE AND THEIR SEASONAL ACTIVITY

**N. I. ALFEJEV**

Department of Biology and Parasitology (Head — E. N. Pavlovsky, Member of the Academy, Lieutenant-General of Medical Service). The Kirov Academy of Military Medicine.

При изучении в 1934—1936 гг. клещей Dermacentor pictus в Орловской области методом хозяйственно-экологического анализа (Е. Н. Павловский) нам удалось установить при помощи опытов и наблюдений непосредственно в природе, что взрослые клещи названного вида способны голодать свыше двух лет.

Способность к длительному голоданию взрослых форм спасает клещей от вымирания в годы массового исчезновения мышевидных — хозяев молодых стадий (Алфеев, Олсуфьев). Равным образом, она же гарантирует клещей от вымирания и при отсутствии хозяев для взрослых стадий, в частности при отсутствии выпасов скота. Однако мы склонны иначе объяснять значение голодания в природе Dermacentor pictus в имагинальной фазе.

В экспериментах, поставленных в лаборатории, мы наблюдали массовое присасывание взрослых D. pictus, вышедших из нимф всего лишь за 7—10 суток перед посадкой на кролика, вполне нормальное кровососание их и последующее откладывание яиц. Так, из 9 самок, вышедших из нимф 20—24.II и посаженных на кролика 5.III, 8 самок вполне напились кровью и через 21 день начали яйцекладку при температуре 25° С; из 21 самки, вышедшей 1—12.IV и посаженной на кролика 12.IV, 18 самок достигли полной упитанности и 2 самки, вследствие механического повреждения,— неполной упитанности.

Эти данные указывают на отсутствие у клещей физиологической потребности в голодании; поэтому трудно допустить, чтобы в природе непитавшиеся самки, имеющие небольшой стаж голодания, при наличии пищи отказывались бы от таковой с весны и до осени в течение всего сезона до следующего года.

В момент весеннего пробуждения природы перезимовавшие голодными самки, выход которых из нимф происходит осенью, вне зависимости от срока голодания (полтора года и полгода), становятся макси-

мально активными и нападают на (домашних) животных, давая при этом наивысшую степень их заклещевения.

8—26.IV.1937 г. нами был сделан выезд в Орловскую область с целью проследить в указанный ранневесенний период поведение и динамику клещей. Определяя уровень заклещевения крупного рогатого скота взрослыми D. pictus, мы видели, например, такую картину среднего количества их на одну голову скота: 10.IV — 72,33 самца и 87,67 самки; 17.IV — 65,65 самца и 88,33 самки; 24.IV — 72,0 самца и 79,0 самок. Другой случай: 11.IV — 88,4 самца и 106,2 самки; 18.IV — 99,0 самцов и 147,0 самок; 26.IV — 78,2 самца и 96,0 самок.

В начале сезона уровень количества D. pictus на животных почти одинаков. В период распускания леса наступает резкое снижение заклещевения, и вскоре клещи полностью освобождают животных. В зависимости от температуры воздуха и связанных с нею более ранних или более поздних биологических проявлений весны, резкое падение количества клещей на скоте происходит раньше или позже, но всегда совпадает с распусканием леса и характер параллельных кривых в точности повторяется из года в год (Алфеев, 1933).

Такая специфичность падения заклещевения животных явно указывает на связь его с сезонными изменениями среды. Путем непосредственных наблюдений над клещами мы установили, что в этот период они впадают в состояние сезонной летней неактивности (Алфеев, 1937, 1939; Курчатов, 1940; Олсуфьев, 1940).

В ранневесенний период клещи ведут себя агрессивно, вспользая вверх на кустарники и травяной покров, летом же, наоборот, резко меняют свое поведение, проявляя положительный геотропизм. Будучи выпущены в природную обстановку, они тотчас идут вниз — к корням травы и, попадая сюда, складывают ноги и впадают в стойкую неподвижность.

Часть клещей, успевшая до этого напитаться кровью, получает возможность дальнейшего развития (яйцекладка и пр.); ненапитавшаяся же часть, неспособная продолжать без крови свой метаморфоз, обречена в массе на голодание до следующего года.

Связь голодания с летней неактивностью клещей подтверждается ненападением клещей на животных не только на пастбищных участках, но и повсеместно. Это установлено: 1) осмотрами охотничьих собак, посещающих территории с различным хозяйственным использованием, и перегонами скота на участки, пораженные клещом, но неиспользованные с весны для пастбищ, 2) ловлей клещей в природе методом Нутталя и, главное, 3) пробными четырехдневными выгонами трех коров на участок около 50 га, изобилующий клещами, но изолированный от домашнего скота, где, следовательно, при отсутствии фактов питания имаго на дикой фауне, все имеющиеся половозрелые клещи заведомо остались голодными.

Сезонная неактивность в процессе эволюции клещей могла послужить к укреплению способности их к длительной голодовке. Это тем более вероятно, что личинки и нимфы D. pictus, сохраняющие в течение всего лета свою активность, имеют короткий период голодания.

Являясь препятствием к переходу самок из голодного в упитанное состояние, летняя сезонная неактивность может способствовать сохранению вида при неблагоприятных условиях питания молодых фаз, неспособных длительно голодать.

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 3

# ОБ ОПРЕДЕЛЕНИИ ВОЗРАСТА РЫБ ПО КОСТЯМ

Л. П. АСТАНИН

Крымский государственный заповедник

Как известно, определение возраста рыб имеет большое практическое значение. Определение возраста производится либо по чещуе, либо по костям, причем наиболее точные результаты получаются при определении возраста по костям (Клер, Мейснер, Пробатов). Имеется ряд рыб, у которых возраст можно определить вообще только по костям, ибо чешуя либо совсем отсутствует (например, сом), либо крайне мала (тресковые, налим), либо трудна для определения по своей структуре (большинство камбаловых — Pleuronectidae, угорь). В тех случаях, когда есть возможность определять возраст по чешуе, все же рекомендуется контролировать это определение по костям (Клер, Пробатов).

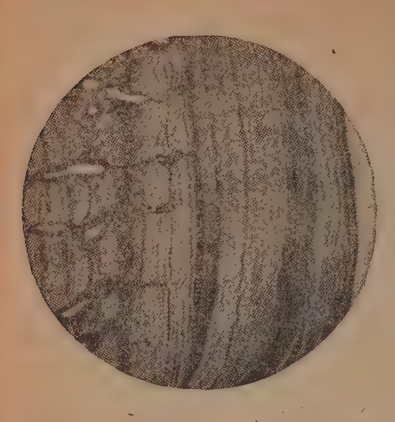
Определение возраста рыб по костям наталкивается на большие технические трудности; обычно оно связано с изготовлением шлифов, что является весьма трудоемким процессом. В случае жирных костей необходимо их предварительно обезжирить в специальных приборах (по поводу технических трудностей этого метода см. у Мейснера). В настоящей статье излагается новый мотод определения возраста рыб по костям посредством приготовления не шлифов, а срезов через недекальцинированные кости. Метод этот значительно менее трудоемок, чем метод шлифов. Суть предлагаемого мной метода заключается в том, что кости рыб размягчаются под влиянием варки в воде или под действием пара. Размягченные таким способом кости можно резать ножом (даже лезвием «безопасной» бритвы) от руки или на микротоме. Замечу, что таким образом размягчаются не только кости, но и зубы рыб (последние размягчаются даже лучше).

Метод размягчения твердых объектов паром или варкой в воде был предложен Киссером (Kisser) для растительных объектов. Несколько позднее (1930) появилась работа Фонвиллера, Лёва и Шиллинга (Vonwiller, Löw und Schilling) о микротомировании недекальцинированных костей. Фонвиллер отрицает всякую возможность применения метода Киссера для микротомирования костей. Мне же в своих опытах удалось убедиться в том, что варкой в воде нельзя размягчать только кости наземных позвоночных, что же касается костей рыб, то они представляют собой в этом отношении исключение.

На приводимом рисунке показан участок поперечного среза через недекальцинированную верхнюю челюсть налима (Lota lota L.), на котором прекрасно видны годичные наслоения, что доказывает возможность определять возраст налима по верхней челюсти. Отмечу, что до сих пор возраст налима определяют главным образом по отолитам (это представляет большие технические трудности: приготовлять шлифы из отолитов еще труднее, чем из костей).

Методика приготовления этого и других подобных ему препаратов была следующая. Для приготовления срезов нужно брать свежие кости: из старых или фиксированных костей срезы получаются гораздо хуже

или совсем не получаются. Если варить слишком долго, то кость теряет свои органические составные части и становится излишне хрупкой (Шмидт). Проведенные мною опыты показали, что достаточно варить кости в обычной водопроводной воде в течение получаса после чего они размягчаются и их можно резать ножом. Прибавление к воде глицерина (в количестве до 30%), что рекомендуется Киссер для размягчения растительных объектов, я считаю ненужным. После варки я вынимал кости и зубы из воды и резал их от руки при помощи обыкновенной или безопасной бритвы. Зубы рыб (например щуки) срезались очень хорошо не только в основании, но и ближе к вершине, где они покрыты эмалью. Отметим, что срезы через зубы обычно не скручиваются, срезы же эти, если они тонкие, большей частью скручиваются. Поэтому их нужно сейчас же снимать кисточкой с бритвы, класть в теплую воду и там расправлять. Можно также класть срезы под покровное стекло где они постепенно расправляются. Ввиду того, что я приготовлял срезы от руки, они получались довольно толстыми. При пользовании микротомом и той специальной аппаратурой, которую описывает для своего «парового метода» Киссер, можно было бы получить гораздо более тонкие срезы.



Поперечный срез верхней челюсти налима

Нарезав достаточное количество срезов, я выбирал наиболее тонкие и затем проваривал их некоторое время (5—10 минут) в воде с небольшой примесью двууглекислой соды (для удаления оставшихся мягких частей). После этого срезы помещались в абсолютный спирт, затем в эфир (для обезжиривания), потом опять в абсолютный спирт и, наконец, заключались в 5% раствор хлоралгидрата (Петерсен, Petersen). Покровное стекло обводилось замазкой из воска и канифоли (в равных количествах того и другого). Приготовленные таким способом препараты, если кант из замазки сделан хорошо, являются достаточно долговечными. Конечно, можно применять и другие заключающие среды. Размягчать кости лягушки таким способом мне не удавалось.

Значение описанного метода заключается не только в том, что он значительно облегчает и ускоряет определение возраста рыб по костям, но и в том, что полученные этим способом препараты являются более совершенными, чем шлифы.

## ON THE DETERMINATION OF THE AGE OF FISHES

L. P. ASTANIN

Crimean State Reservation

### Summary

The author describes a technique for the preparation of sections through non-decalcinized bones and teeth of fishes dy means of their preliminary mollification by boiling them in water. Under the influence of this treatment the bones and teeth of fishes become sufficiently soft, so that they can be cut with a knife (by hand or on the microtome). The sections prepared as above described are of value for determination of the age of fishes.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 3

# БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ НАД PARAMAECIUM CAUDATUM, СДЕЛАННЫЕ ПРИ СЪЕМКЕ КИНОФИЛЬМА[1]

Е. М. ВЕРМЕЛЬ и С. М. ПРОХОРОВ

Киносъемочная лаборатория Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина

# THE BIOLOGICAL OBSERVATIONS OF PARAMAECIUM CAUDATUM MADE DURING THE PRODUCTION OF A SCIENTIFIC FILM

E. M. VERMEL and S. M. PROKHOROV

Laboratory of Scientific Films. Lenin State Training College of Moscow

При работе над учебным кинофильмом «Инфузория «туфелька» мы сделали ряд наблюдений, представляющих как методическую, так, нередко, и научную ценность.

Считается, что у туфелек фототаксис отсутствует. Однако, взяв однажды каплю воды из культуры, мы с большим удивлением констатировали, что туфельки (Paramaecium caudatum St.) быстро собирались к освещенному краю. Источником света была электрическая лампочка в 300 ватт, которая стояла на расстоянии 60—70 см от столика бинокуляра. Положительный фототаксис был проверен на 10 каплях; при переворачивании стекла с каплей инфузории быстро переходили на другой край. Однако через сутки явление не повторилось, и больше ни разу нам его увидать не удалось. В чем тут дело, нам совершенно не ясно, и лишь в общей форме мы можем сказать, что изменилось физиологическое состояние инфузорий, изменилась среда. Описанное явление мы видели во второй половине января. Температура в лаборатории была не выше 8—9° С, но культура (туфельки разводились на дрожжах) постоянно стояла под 300-ваттной лампой, на расстоянии 0,5 м, будучи покрыта черной фотобумагой, и температура среды равнялась 18—22° С. Хорошо известно, что туфельки постоянно собираются к краям покровного стекла, что указывает на наличие положительного тропизма к кислороду. Желая показать в нашей картине таксис на кислород, мы в качестве источника кислорода взяли водоросли (Micrasterias, Closterium, Spirogyra, Zygnema, Cladophora и др.), которые помещали в каплю так, чтобы они находились в центре большого покровного стекла (24 × 24 мм, но можно и 18 × 18 мм). Явление положительного тропизма оказалось во всех случаях прекрасно выраженным. Туфельки буквально облепляют водоросль, стремясь прикоснуться к ней максимальной своей поверхностью. При этом они резко замедляют поступательные движения, крутясь по своей продольной оси и продвигаясь вперед лишь периодическими толчками. При достаточно сильном свете этого таксис выявляется безошибочно.

Предложенный нами метод весьма удобен в учебных целях и для исследовательской работы, когда надо, например, подсчитать скорость образования пищеварительных вакуолей или сокращения сократительных вакуолей. Важно, что инфузория стоит почти на месте часто до-

[1] Учебный кинофильм «Инфузория «туфелька», производство студии «Кино диафильм» (Москва, 1946) по заказу Министерства просвещения РСФСР.

вольно продолжительное время. Интересно, что как только ассимиляционный процесс в водорослях останавливается (под влиянием слишком сильного освещения и связанного с этим перегрева, что часто имеет место при кинематографировании), так немедленно все инфузории расходятся. Описанный метод остановки туфелек является наилучшим, прежде всего потому, что при этом не деформируется их типичная форма.

Из вязких сред, замедляющих движения туфелек, наилучшим является трагант (вишневый клей). С помощью траганта можно полностью остановить движение инфузорий. С этой целью следует намазать концентрированный раствор на предметное стекло, дать этому тонкому слою подсохнуть (но не высохнуть), а затем нанести на него небольшую каплю среды с туфельками и очень осторожно накрыть ее покровным стеклом. Инфузории как бы тонут в густом траганте и оказываются приклеенными; все структурные детали инфузорий видны.

Как известно, в среде с нейтральной краской (1 : 10 000—1 : 20 000) туфельки живут и размножаются неделями, оставаясь окрашенными. Однако киносъемка таких препаратов оказалась абсолютно невозможной, ибо как только пускался свет необходимой силы, все туфельки почти тотчас же погибали. Между тем туфельки без краски выносят без видимого вреда очень большую интенсивность света. То же явление мы получили и с рядом других основных красок (нильская голубая, везувин и др.). Лейкометиленовая синька (приготовлялась по Семенову обесцвечиванием подкисленным гипосульфитом) давала мгновенный летальный эффект. Эта окраска, как известно, интересна тем, что у туфелек протоплазма диффузно красится в розовый цвет, а ядро в чисто голубой. При обычном освещении инфузории живут длительный срок, но как только интенсивность света возрастает до определенного предела, смерть наступает почти сразу. Скорость наступления смерти и необходимая для этого сила света для разных красок, повидимому, различны. Наш материал указывает, что туфельки являются прекрасным объектом для изучения фотодинамического эффекта.

Неопытному человеку увидеть ядра у туфелек трудно. Нам удалось установить, что макронуклеус оптически прекрасно дифференцируется при следующей манипуляции. Под покровное стекло помещается большое количество инфузорий; затем кусочком фильтровальной бумаги осторожно оттягивается вода до того момента, когда инфузории окажутся настолько прижатыми, что не смогут более продвигаться. Через 1—2 мин. под покровное стекло вновь вводится капля воды (на край стекла). Этого достаточно, чтобы макронуклеус был весьма отчетливо виден как белое овальное пятно на фоне зернистой протоплазмы.

Кроме описанных выше, нами проведены наблюдения над процессом разъединения разделившихся дочерних особей. Делящиеся туфельки на разных фазах шнурования встречаются очень часто и их видел каждый биолог. Однако даже в специальных работах нет указаний на наблюдения процессов разрыва дочерних особей. Нами отмечено следующее. За 10—15 мин. до разрыва между дочерними особями выявляется небольшой, но относительно широкий диск, контур которого хорошо виден. Начало расхождения знаменуется тем, что делящаяся туфелька замедляет поступательное движение, но продолжает вращаться по своей продольной оси. Перекручивания дочерних особей друг относительно друга никогда не наблюдается, они вращаются всегда в одну сторону. Наконец, поступательное движение прекращается — в силу того, что задняя дочерняя особь начинает «давать задний ход». В связи с этим туфельки-сестры начинают изгибаться друг в отношении друга под тупым углом. Этот процесс заканчивается резким рывком, при котором происходит разрыв. Диск — поясок, склеивающий дочерние формы, растягивается при разрыве в нить, в 1,5—2 раза превышающую по длине молодую туфельку. Нить эта тотчас исчезает.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 3

# ЗАМЕТКА О ЖИВОТНЫХ-ХОЗЯЕВАХ МОЛОДЫХ СТАДИЙ КЛЕЩА DERMACENTOR PICTUS HERM. В УСЛОВИЯХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Н. Г. ОЛСУФЬЕВ

Отдел бруцеллеза и туляремии (зав.— проф. Л. М. Хатеневер) и Отдел медицинской паразитологии (зав.— акад. Е. Н. Павловский) ВИЭМ им. А. М. Горького

# NOTE ON THE ANIMAL HOSTS OF THE YOUNG STAGES OF THE TICK DERMACENTOR PICTUS HERM. IN WESTERN SIBERIA

N. G. OLSUFJEV

The Department of Brucellosis and Tularemia (Chief — Prof. L. M. Khatenever) and the Department of Medical Parasitology (Chief.— E. N. Pavlovsky, M. of Ac. Sc.) of the A. M. Gorky All-Union Institute of Experimental Medicine

Летом 1940 г. я принял участие в туляремийной экспедиции ВИЭМ в Западную Сибирь (начальник экспедиции проф. Л. М. Хатеневер). Работы производились в окрестностях дер. Сергино Чановского района Новосибирской области. Здесь нами обнаружены два вида клещей: Dermacentor pictus Herm. и Ixodes apronophors Schul. Первый вид, очень многочисленный, встречался на разнообразных животных. Личинки и нимфы второго вида обнаружены на водяной крысе и ондатре (всего собрано 4 личинки и 5 нимф, из последних получены имаго).

По сообщениям местного населения Dermacentor pictus весной встречался в большом количестве на коровах, лошадях, овцах и собаках.

Осмотры диких животных производились с 10.VII по 13.VIII. Осмотрено 935 экз., относящихся к 16 видам. Мелкие грызуны добывались раскопками или живоловками; более крупные животные — зайцы, водяные крысы, хомяки и другие — капканами. Доставка животных производилась в мешочках. Результаты осмотров представлены в таблице.

Молодые стадии клещей обнаружены на всех добытых видах диких животных, взрослые клещи на зайцах и в одном случае на горностае. Удельный вес разных видов в прокормлении клещей неодинаков.

Наибольшее количество клещей отмечалось на зайцах, причем на них обнаружены личинки, нимфы и взрослые клещи. Зайцы, будучи довольно многочисленными в районе, набирают клещей, повидимому, на лугах, опоясывающих березовые колки.

Большое количество клещей обнаружено также на стадной полевке. В конце июля почти все полевки были заражены молодыми стадиями D. pictus, причем на отдельных зверьках обнаруживалось до 53 личинок и до 76 нимф. Наибольшая пораженность полевок отмечалась на лугах, опоясывающих озера. В силу своей многочисленности полевка в обследованном районе имеет наибольшее значение в прокормлении молодых стадий D. pictus. Существенное значение в балансе клещей имеет также водяная крыса, которая в районе многочисленна, обитает по берегам озер и рек и часто забегает на луга. Ничтожное заклещевание ондатры, полевки-экономки и домовой мыши, очевидно, объясняется несовпадением их стаций обитания со стацией обитания клещей.

Неясны причины малого заклещевания тушканчика. Возможно, что его стация обитания — степные участки — слабо населена клещами.

Удельный вес остальных видов животных в прокормлении клещей, ввиду малого количества осмотренных особей, не совсем ясен. Выде-

**Пораженность клещами Dermacentor pictus мелких диких млекопитающих в окрестностях дер. Сергино в период с 10 июля по 13 августа 1940 г.**

| № п/п. | Вид животного | Количество осмотренных животных | Количество зараженных клещами животных | % зараженности | Снято клещей | | | Среднее количество клещей на животное (индекс) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | личинок | нимф | взрослых клещей | |
| 1 | Полевка стадная Microtus gregalis Pall. | 800 | 513 | 68 | 683 | 2843 | — | 4,4 |
| 2 | Полевка-экономка Microtus oeconomus Pall. | 15 | 1 | 7 | — | 1 | — | 0,06 |
| 3 | Красная полевка Evotomys rutilus Pall. | 3 | 2 | — | 7 | 7 | — | — |
| 4 | Водяная крыса Arvicola amphibius L. | 43 | 12 | 23 | 12 | 24 | — | 0,9 |
| 5 | Ондатра Ondatra zibethica L. | 20 | 2 | 10 | 2 | — | — | 0,1 |
| 6 | Мышь домовая Mus muscules L. | 16 | 1 | 6 | 2 | — | — | 0 I |
| 7 | Мышь полевая Apodemus agrarius Pall. | 3 | 3 | — | 46 | 3 | — | — |
| 8 | Мышь-малютка Micromys minutus Pall. | 1 | 1 | — | 1 | 1 | — | — |
| 9 | Мышовка Sicista sp. | 1 | 1 | — | 1 | 5 | — | — |
| 10 | Тушканчик Alactaga jaculus Pall. | 13 | 2 | 15 | 21 | 6 | — | 2,1 |
| 11 | Хомяк Cricetus cricetus L. | 3 | 2 | — | 16 | 7 | — | — |
| 12 | Заяц беляк Lepus timidus L. | 12 | 11 | 92 | 57 | 133 | 92 | 23 5 |
| 13 | Землеройка Sorex sp. | 1 | 1 | — | — | 1 | — | — |
| 14 | Хорек Putorius eversmanni Less. | 2 | 2 | — | 3 | 4 | — | — |
| 25 | Горностай Mustela erminea L. | 2 | 2 | — | 1 | — | 1 | — |
| | | 935 | 586 | — | 851 | 3035 | 93 | — |

ляются относительно высоким заклещевением полевая мышь и хомяк. Начало перехода личинок на диких млекопитающих нами не установлено. К началу работы — 10 июля — личинок уже было много. В значительных количествах личинки встречались на животных весь июль и единично в августе. Первые нимфы обнаружены 13 июля, максимум их был между 15 и 30 июля, далее количество их значительно уменьшилось. 13 августа еще обнаруживались единичные нимфы и личинки.

Взрослые клещи, помимо зайцев, были обнаружены в июле на собаках, но в небольшом количестве и почти исключительно самцы. В августе находки взрослых клещей участились, в частности, кроме собак, клещи были обнаружены на лошадях (попадались самцы и самки). В начале августа на лугах вокруг березовых колков было собрано при помощи марлевого флага небольшое количество клещей. В середине августа количество клещей увеличилось: 17 августа 5 человек за 1½ часа собрали 214 клещей, что составляет 28 клещей за человеко-час.

Полученные нами данные дают основание заключить, что в условиях изученного участка Западной Сибири молодые стадии D. pictus выкармливаются на мелких млекопитающих и главным образом на стадной полевке, обитающей на мезофильных (суходольных) лугах. Взрослые клещи обнаружены нами на тех же лугах. Эти луга в первую очередь служат местами выпаса скота, особенно в весенний период.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 3

## РЕЦЕНЗИИ

**Проф. А. А. Парамонов**, Курс дарвинизма, Государственное издательство «Советская наука», Москва, 1945, 432 стр. Допущено Всесоюзным комитетом по делам высшей школы при СНК СССР в качестве учебника для вузов.

Появление «Курса дарвинизма» А. А. Парамонова является большим событием в вузовской учебной биологической литературе. Имевшийся до этого «Курс дарвинизма» И. М. Полякова охватывает только часть предмета, так как до сих пор вышла лишь его первая часть. Книга же акад. И. И. Шмальгаузена «Проблемы дарвинизма», хотя и представляет исключительный интерес и большую научную ценность, но она преследует более специальные задачи и требует специальной подготовки.

Характерной особенностью рецензируемой книги является прежде всего то, что дарвинизм рассматривается в ней как самостоятельная биологическая дисциплина, изучающая качественно своеобразную форму движения — органическую эволюцию. Дарвинизм, как биологическая наука, имеет свою систему, свой объект исследования и свой метод. Вторая особенность курса А. А. Парамонова сводится к тому, что материал в нем излагается не в исторической последовательности (как это обычно имеет место в книгах, посвященных эволюционной теории), а по проблемам, в соответствии с логической системой дарвинизма, как науки о закономерностях исторического развития органического мира.

К первой из указанных основных установок автора можно безоговорочно присоединиться. Было бы совершенно неправильно рассматривать дарвинизм только как определенные выводы из зоологии, ботаники и других биологических наук. Дарвинизм в классификации наук имеет все основания рассматриваться как самостоятельная наука, и развитие дарвинизма в Советском Союзе является блестящим тому доказательством. Методологическая позиция автора в этом вопросе совершенно правильна.

Более спорным является второе положение — о системе изложения материала. Здесь можно было бы выдвинуть некоторые аргументы в пользу исторической последовательности курса. Но, во всяком случае, та позиция, которую занимает А. А. Парамонов, вполне закономерна, хотя и дискуссионна, и опирается на большой педагогический опыт автора.

В соответствии с общими установками автора весь «Курс дарвинизма» распадается на три основных раздела. Первый раздел озаглавлен «Внедрение в курс дарвинизма». Он состоит из трех глав. В первой из них определяются «Содержание и задачи дарвинизма», вторая посвящена «Краткому очерку истории эволюционных идей в древние, средние и новые века» (автор все же не обходится без истории), третья глава рассматривает работы Ламарка.

Второй раздел представляет собою «Общие основы дарвинизма». В этом разделе излагается теория Дарвина примерно в том виде, как она была дана великим естествоиспытателем. Эта часть книги включает главы: «Общие предпосылки возникновения дарвинизма» (гл. 4), «Чарлз Дарвин и его учение» (гл. 5) и «Критический анализ теории Дарвина» (гл. 6). Весь этот раздел является как бы введением к изложению современной системы дарвинизма.

Третий раздел книги — «Специальный курс дарвинизма» — представляет собою изложение проблем современного дарвинизма, как самостоятельной биологической науки. Первая проблема рассматривает «органическую эволюцию как объективное явление природы» (гл. 7). В ней излагаются доказательства эволюции и устанавливается общий характер эволюционного процесса (монофилетическое происхождение органического мира, дивергентный и адаптивный характер органической эволюции). Вторая проблема дарвинизма — факторы эволюции. Этой центральной проблеме посвящены гл. 8 (Изменчивость), гл. 9 (Наследственность) и гл. 10 (Естественный отбор). Третья основная проблема — «Главные направления (пути) и общие закономерности эволюционного процесса» (гл. 11). В связи с этой проблемой рассматривается и вопрос о происхождении человека (гл. 12). Четвертой проблемой дарвинизма является «Управление эволюционным процессом» (гл. 13), в которую включаются вопросы управления изменчивостью и наследственностью, а также вопросы искусственного отбора. Заключительная, четырнадцатая глава — «Критика антидарвинизма» — дает краткий критический анализ современных антидарвинистических эволюционных теорий.

Переходя к критическому разбору книги проф. А. А. Парамонова, необходимо прежде всего указать на ее положительные стороны. Не касаясь пока отдельных вопросов, рассматриваемых в учебнике, отметим строго продуманный план изложения,

благодаря чему «система дарвинизма», как биологической науки, выступает очень выпукло и отчетливо. В книге, несмотря на ее относительно небольшой объем, приводится обширный и вполне современный фактический материал. Общие методологические установки автора представляются нам совершенно правильными, что имеет особенно большое значение в такой «обобщающей» науке, как дарвинизм, играющей огромную роль в формировании мировоззрения учащихся. В частности, через всю книгу красной нитью проходит мысль о творческой роли отбора и о диалектическом характере развития органического мира. Теоретические установки автора по вопросам генетики, особенно дискуссионным и острым, хотя и являются во многом спорными, но в целом, как нам кажется, намечают правильное решение вопросов. Методологически четко изложен вопрос о происхождении человека и показаны качественно своеобразные черты в становлении физического типа человека, как результата трудовой деятельности.

Серьезным положительным качеством книги является показ роли русской дореволюционной и советской науки в разработке дарвинизма. Результаты работ наших крупнейших дарвинистов — Тимирязева, Северцова, братьев Ковалевских, Шмальгаузена, Мичурина и др. — в общей системе дарвинизма нашли подобающее и принадлежащее им по праву место.

К числу положительных сторон учебника следует также отнести наличие свежих и оригинальных мыслей автора по ряду принципиальных вопросов. К ним относится, например, гипотеза «геномогенеза», представление о «миксобиотипах» и др. Благодаря этому книга приобретает и чисто научный, а не только учебный интерес.

Однако наряду с несомненными большими достоинствами «Курса дарвинизма» Парамонова необходимо отметить и некоторые его общие недостатки. Местами материал изложен очень кратко и схематично, что делает его трудно понятным для студента. Так, например, первая глава («Содержание и задачи дарвинизма»), хотя и не вызывает существенных возражений по существу, но местами изложена настолько схематично и лаконично (особенно § 3 — «Основные признаки органической эволюции»), что мало доступна для студента, приступающего к изучению дарвинизма.

Несомненно нельзя отказать автору в праве по ряду вопросов высказывать свою личную точку зрения. От этого учебник только выигрывает. Но вместе с тем вряд ли правильно свои собственные гипотезы в учебнике преподносить в такой форме, что они воспринимаются студентами как твердо установленные истины. В книге Парамонова по некоторым вопросам именно подобное положение имеет место. Это относится прежде всего к гипотезе о «геномогенезе». Сама по себе эта гипотеза, рассматривающая процесс организации генома новой зиготы как процесс развития, представляется нам очень интересной и требующей разработки. Но в учебнике она преподносится в столь «безапелляционном» виде, что воспринимается студентами как твердо установленная истина. А это уж вряд ли допустимо. Столь же субъективно освещены вопросы о роли инбридинга и аутбридинга при селекции (гл. 13). В современном курсе дарвинизма должна быть рассмотрена проблема происхождения жизни (хотя она и не входила в круг вопросов, которые разрабатывал сам Дарвин). В книге она почти не затрагивается (на эту тему находим лишь одну страницу петита, что конечно никакого представления о современном состоянии вопроса дать не может).

Совершенно не удовлетворяет глава, посвященная критике антидарвинизма. В книге, объемом в 45,5 авторских листов, она занимает всего 10,5 страниц. Получается совершенно схематичное и мало понятное изложение различных антидарвинистических направлений в области эволюционного учения и столь же мало убедительная схематичная критика их. Курс дарвинизма в советской школе должен носить воинствующий характер, направленный против методологически чуждых теорий. Методологически четкая правильная линия выдержана автором в других главах, посвященных собственно изложению дарвинизма. Но, к сожалению, этого нельзя сказать о главе, посвященной критике антидарвинизма. Ее излишняя краткость и схематичность лишает ее того значения, которое она должна иметь в курсе. Следует настоятельно рекомендовать автору совершенно заново написать эту главу в последующих изданиях книги, сильно расширив ее.

Недостатком «Курса» с нашей точки зрения, является отсутствие специальной главы, посвященной систематическому разбору возражений фактического порядка, выдвигавшихся против теории Дарвина. Такая глава была бы весьма полезна, так как она лишний раз позволила бы подчеркнуть преимущества теории естественного отбора.

Наконец, к числу общих недостатков «Курса» следует отнести слабое использование ботанического материала. В подавляющем большинстве используется зоологический материал. Эту особенность для курса дарвинизма, даже учитывая, что автор его является зоологом, приходится отнести к числу его отрицательных сторон.

Перейдем к некоторым более частным замечаниям по отдельным главам «Курса».

В первой главе вид, порода и сорт рассматриваются «как этапы исторического развития живых форм». Если это совершенно справедливо для вида, то в отношении породы и сорта вызывает сомнения. Порода и сорт по существу хозяйственные понятия. Биологическая (генетическая) природа сорта бывает совершенно различна. Одно дело сорт у вегетативно размножающихся культурных растений, где он может быть просто сложной гетерозиготной комбинацией, и другое дело — у перекрестноопыляемых растений.

Во второй главе, посвященной краткому историческому обзору истории эволюционной идеи, следовало более тесно связать основные этапы развития биологических наук с другими отраслями естествознания (химия, физика).

В третьей главе очень хорошо изложено учение Ламарка. Однако нам казалось бы необходимым остановиться не только на «Философии зоологии», но и на других работах Ламарка и, в частности, показать роль его в развитии зоологии. Не подчеркивается своеобразие взглядов Ламарка на реальность вида. Он, как известно, в большинстве случаев отрицал наличие hiatus. Неясно изложен вопрос о флюидах.

Четвертую главу, освещающую общие предпосылки возникновения дарвинизма, нужно отметить как очень удачную.

Несколько замечаний следует сделать по поводу пятой главы, излагающей учение Дарвина. В этой главе следовало бы ближе держаться изложения теории так, как она дана в «Происхождении видов». В частности, не совсем удачно изложен очень важный вопрос о дивергенции. Посвященный этому вопросу раздел разбит на множество отдельных пунктов, что только затрудняет понимание. У самого Дарвина вопрос о расхождении признаков изложен значительно понятнее. Вообщее в эту главу следует внести больше примеров из «Происхождения видов».

В целом очень удачно написанная шестая глава, посвященная критическому анализу теории Дарвина, вызывает все же некоторые замечания. Следовало подобрать большее количество примеров относительности целесообразности в природе. Для этой цели, в частности, очень удачно можно использовать палеонтологический материал, показав, как в различные периоды развития жизни «решался» вопрос о приспособлениях к разным средам обитания. Под рис. 23 имеется подпись: «Постепенное усложнение в строении глаз полихет». Между тем на рисунке наряду с полихетами изображена фоторецепторная клетка дождевого червя.

Седьмая глава, в которой излагаются доказательства эволюции, построена несколько необычно. Материал сгруппирован не по отдельным наукам (доказательства из сравнительной анатомии, эмбриологии, палеонтологии и т. д.), как это обычно делается, а по проблемам. Из различных биологических дисциплин излагаются факты, свидетельствующие в пользу исторической целостности преобразований, дивергентного и адаптивного характера эволюции. Подобный способ изложения представляется нам очень удачным и гораздо более «убеждающим», чем при привычном изложении по дисциплинам. В этой главе следовало больше, чем это сделано, использовать эмбриологический материал. Автор напрасно ссылается на правило Фурмана в паразитологии (стр. 152), как на твердо установленную истину. Вопрос о составе паразитофауны определяется далеко не всегда филогенетическими связями хозяев. В большинстве случаев на первый план выступают экологические факторы, как это показано в ряде работ советских паразитологов. Во всяком случае безоговорочное признание правила Фурмана вряд ли правильно.

Большой интерес представляют восьмая и девятая главы, посвященные проблемам изменчивости и наследственности. Общие теооретические установки автора в этих дискуссионных вопросах кажутся нам в целом правильными. Поэтому мы ограничимся только частными замечаниями. Не подчеркивается очень важное в теоретическом отношении положение о том, что подавляющее число возникающих мутационных изменений является не адаптивным, объективно не целесообразным. Эту мысль нужно было подчеркнуть гораздо более выпукло. В главе об изменчивости следовало сказать о стадийности в развитии. Реакция организма на внешние факторы на разных стадиях его онтогенеза качественно различна. Эта мысль также недостаточно подчеркнута. Именно в этой главе следовало изложить теорию стадийного развития Т. Д. Лысенко и ввести его понятие о «норме требования». Между тем в учебнике эти вопросы рассматриваются лишь в тринадцатой главе. Следовало обсудить вопрос об адаптивном характере модификационных изменений.

Совершенно не затрагивается вопрос о длительных модификациях. Между тем имеются литературные данные, которые позволяют думать, что у низших организмов эта форма модификационной изменчивости имеет существенное значение.

В главе о наследственности определение понятия и критика теории гена даются с правильных методологических позиций. Изложение основных положений менделизма и морганизма приводится в такой краткой и схематичной форме, что трудно понятно для студента. Это особенно относится к изложению вопроса о кроссинговере и принципах построения карты хромосом. Трудность усвоения этого материала еще усугубляется тем, что имеются опечатки, меняющие смысл. Например, на стр. 225 неверна генетическая формула серой мыши (вместо *AAGG* напечатано *AAgg*, что меняет смысл и делает непонятным написание гамет в решетке Пеннета на той же странице). На стр. 226 речь идет о мутации дрозофилы «желтые крылья». Из текста ясно, что автор имеет в виду мутацию *yellow*, которая характеризуется не желтыми крыльями, а желтым телом. На стр. 239 автор приводит данные Бермана о том, что при рентгенизации получается большее количество мутаций в зрелых половых клетках по сравнению с незрелыми. В генетической литературе имеются данные и противоположного порядка (Лобашев и др.), объясняющие это явление элиминацией незрелых половых клеток и говорящие в пользу их большей чувствительности, чем спермиев. О чрезмерной субъективности автора в отношении выдвигаемой им гипотезы «геномогенеза» мы уже говорили выше.

По поводу очень хорошо написанной десятой главы («Естественный отбор») следует сделать два замечания. Приводится недостаточный материал по прямым доказательствам естественного отбора. Имеющиеся в литературе данные позволяют несколько расширить изложение этого исключительно важного вопроса. Трудно согласиться с автором (стр. 297) в том, что элиминация единичных изменений никогда не может быть избирательной. Подобное утверждение в общей форме рискованно.

В одиннадцатой главе следовало привести больше фактических данных об архаллаксисах, как онтогенетических изменениях, имеющих очень большое эволюционное значение. Слишком схематично изложен вопрос о способах филогенетических изменений органов. Необходимы дополнительные примеры. В этой главе следовало ввести установленные В. А. Догелем понятия об олигомеризации и полимеризации органов в процессе эволюции животных. По этому вопросу имеется уже достаточная литература, представляющая значительный интерес для дарвинизма.

В двенадцатой главе («Происхождение человека») следовало дать хотя бы кратко разбор взглядов Дарвина по этому вопросу.

В тринадцатой главе, где излагаются основы селекции, особенно выступает чрезмерный «субъективизм» изложения. Большинство селекционеров вряд ли будет согласно с автором в том, что инбридинг не ведет к закреплению полученных геномов. Точно так же весьма гипотетична связь инбридинга с «геномогенезом». Концепция автора по этим вопросам является очень интересной и ценной, но ошибка его в том, что положения, еще далеко не установленные он преподносит как совершенно бесспорные.

Работы Т. Д. Лысенко по переделке наследственной основы путем воспитания вряд ли правильно относить к управлению онтогенетическим развитием. Речь идет об изменениях, ведущих к образованию нового сорта, а поэтому относящихся скорее к изменениям исторического порядка. Совершенно правильно автором подчеркивается мысль, что наследственные изменения сами по себе, даже и направленные, не создают сорта. Они становятся источником сортообразования лишь в сочетании с отбором.

Довольно многочисленные замечания общего и частного порядка, приведенные нами выше, не снижают общей положительной оценки «Курса дарвинизма» А. А. Парамонова. Перед автором стояла чрезвычайно трудная и очень ответственная задача. С этой задачей он справился более, чем удовлетворительно. Несомненно, что рецензируемая книга является серьезным положительным явлением в нашей учебной и биологической литературе. Как учебник для высшей школы она сыграет весьма благотворную роль. Весьма полезна она также для учителей средней школы, которые найдут в ней ценный материал для расширения и углубления преподавания основ дарвинизма в средней школе.

С внешней стороны издательство «Советская наука» издало книгу хорошо. Иллюстрации вышли четко. Опечатки имеются, но они немногочисленны.

*Ю. Полянский*

---

## СОДЕРЖАНИЕ



## CONTENTS



Редактор академик *Е. Н. Павловский*

Подп. к печати 10.VI 1947 г. А 07115. Печ. л. 6.

Уч.-изд. л. 10.5 Тираж 4300 Заказ 2630. Цена 9 руб.

Цена 9 руб.

## ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях, в зависимости от их ценности и новизны.

2. Статьи не должны превышать 1 печ. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки, иностранное резюме и список цитированной литературы).

3. Название статьи должно точно и коротко передавать содержание.

4. Детально история вопроса, как правило, излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

5. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы, в виде отдельных, сжато изложенных параграфов.— 6. Список цитированной литературы.— 7. Резюме для перевода на иностранный язык.

6. Рукописи должны быть переписаны без помарок и исправлений на машинке на одной стороне листа. Страницы рукописи должны быть перенумерованы. В заголовке статьи должно быть указано, откуда она исходит. К статье должен быть приложен точный адрес и имя и отчество автора.

7. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке, или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

8. Никакие сокращения слов, имен, названий, как правило, не допускаются. Допускаются лишь общепринятые сокращения — мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п.

9. После переписки на машинке рукопись должна быть тщательно выверена автором и исправлена чернилами (не красными).

10. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Каждая таблица должна иметь свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

11. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должны быть обозначены: автор, название статьи и номер рисунка.

12. Иллюстрации (рисунки, диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фотоконтрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов).

13. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть даны на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

14. Первое упоминание в тексте и таблицах названия вида животного приводится по-русски и по-латински. Например: водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, если же русского названия нет, то первая буква рода и видовое название по-латински. Например: A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

15. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов [15] или Браун (Brown [10]). При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется по-русски.

16. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке алфавита (должны быть указаны: фамилия автора, инициалы, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, издательство или место издания, год).

17. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать $^1/_5$ текста всей статьи и должен по возможности снабжаться переводом специальных терминов.

18. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

19. Корректура по причинам, не зависящим от редакции, автору не предоставляется. Поэтому текст присылаемой рукописи является окончательным и должен быть тщательно приготовлен, выверен и исправлен. Вместо корректуры автору высылаются контрольные гранки. Никакие изменения текста гранок (за исключением восстановления пропущенного набора текста) не могут быть использованы.

20. Авторам предоставляется 25 оттисков их статей бесплатно.

**21. Статьи и всю переписку следует посылать по адресу: Москва, 9, ул. Герцена, 6. Институт зоологии МГУ, редакции Зоологического журнала.**